# Zeit- und Streitfragen

der

# Biologie.

Von

Professor **Dr. Oscar Hertwig**,
[illegible]

[illegible]

Heft I.

## Präformation oder Epigenese?

Grundzüge einer Entwicklungstheorie der Organismen.

Mit 4 Abbildungen im Texte.

Jena.
Verlag von Gustav Fischer
[illegible]

C

# Zeit- und Streitfragen

der

# Biologie.

Von

Professor **Dr. Oscar Hertwig,**
Director des zweiten anatomischen Instituts der Universität Berlin.

„Die Wissenschaft begeht einen Selbstmord, sobald sie sich einem Glauben in die Arme wirft."
Huxley.

Heft 1.

## Präformation oder Epigenese?

Grundzüge einer Entwicklungstheorie der Organismen.

Jena.
Verlag von Gustav Fischer.
1894.

Z-H

# Inhaltsverzeichniss.

Was ist Entwicklung? Ist sie Präformation oder Epigenese? — Diese inhaltsschwere Frage ist auf biologischem Gebiet seit Kurzem wieder eine rechte Zeit- und Streitfrage geworden. Ganz entgegengesetzte Lehren sind in den letzten Jahren aufgestellt worden, um den Process zu erklären, durch welchen das befruchtete Ei, eine anscheinend einfache Anlage, den entwickelten, oft unendlich zusammengesetzten Organismus hervorbringt, der wieder die Fähigkeit hat, neue Anlagen zu erzeugen derjenigen gleich, aus welcher er entstanden ist.

Schon in früheren Jahrhunderten haben die jetzt wieder zu Tage getretenen Gegensätze bestanden, bekannt in der Geschichte der Wissenschaften als die Theorie der Präformation oder Evolution und als die Theorie der Epigenese. Die grossen Naturforscher des 17ten und 18ten Jahrhunderts waren ihrer Mehrzahl nach entschiedene Evolutionisten, was nach dem damaligen Zustand des thatsächlichen Wissens leicht erklärlich ist. Denn sie kannten von dem Entwicklungsprocesse eines Organismus nur die äusserlichsten Merkmale; sie sahen nur den Embryo zum ausgebildeten Geschöpf, die Knospe zur Blüthe heranwachsen, bei welchem Process kleinere Theile auf dem Wege der Ernährung in grössere Theile umgewandelt

werden. Daher hielten sie den Entwicklungsprocess überhaupt für nichts Anderes als für einen einfachen Wachsthumsprocess durch Ernährung. So wandelte sich für ihr geistiges Auge der Keim oder die Anlage eines Geschöpfes in das ausserordentlich verkleinerte Abbild desselben um, welches zu seiner Entwicklung nur der Ernährung und des Wachsthums bedurfte. Dass unser leibliches Auge aber dieses Miniaturbild nicht zu erkennen im Stande ist, wurde auf die Unvollkommenheit unserer Sinnesorgane, auf die ausserordentliche Kleinheit des Gegenstandes und auf eine mit der Kleinheit seiner Theile zusammenhängende Durchsichtigkeit derselben zurückgeführt.

Da unser Causalitätsbedürfniss auch auf die Frage nach der Entstehung des kleinen Miniaturbildes eine Antwort verlangt, so musste die Präformationstheorie eine solche in ihrer Weise zu geben versuchen. Die Naturforschung hatte damals den Irrthum der Urzeugung (die Entstehung von Fliegen aus faulenden Substanzen etc.) nachgewiesen und an seine Stelle die Lehre von der Continuität der Entwicklung der Organismen, vertreten in dem Satz, omne vivum e vivo oder omne vivum ex ovo, gesetzt. Ein Geschöpf geht aus dem anderen, in dem es als Keim angelegt ist, in unendlicher Reihenfolge hervor. So wurde die weitere Consequenz der Präformationstheorie die Einschachtelungslehre. Die Entstehung des Lebens wurde an den Anfang der Erschaffung der Welt verlegt, sie wurde zum Werk eines ausserweltlichen Schöpfers, der mit den ersten Geschöpfen gleich auch die Keime aller folgenden geschaffen und in sie eingeschlossen hat.

Wenn man die Präformationstheorie und insbesondere die „Lehre von den eingewickelten Keimen“ in gerechter Weise beurtheilen will, so darf man zum Maassstab der

Kritik nicht den Stand unseres augenblicklichen Wissens machen, sondern muss sie im Lichte der ihr zugehörigen Epoche, also historisch, zu verstehen suchen.

Was uns jetzt bei der „Lehre von den eingewickelten Keimen“ so anstössig erscheint, liegt weniger auf dem Gebiete der reinen Vernunft, als auf dem Gebiete der veränderten naturwissenschaftlichen Erfahrung und der durch sie reformirten Ideenwelt. Für die Vernunft an sich giebt es keine Grenze im Kleinen wie im Grossen, wie denn auch die Mathematik diese Grenzen nicht kennt. So lange wir aber für das Kleine im besonderen Falle keine aus der Erfahrung genommene Grenze setzen können, stösst auch die Lehre von den „eingewickelten Keimen“ „rein logisch“ auf keine Schwierigkeiten. Der Naturwissenschaft des vorigen Jahrhunderts fehlte aber noch jeder aus der Erfahrung genommene Maassstab. Was ihr als eine einfache organische Substanz erschien, können wir jetzt in Millionen von Zellen und diese wieder in viele chemische Stoffe zerlegen. Die chemischen Stoffe werden dann wieder in ihre Elemente analysirt, und für die Molecüle derselben sind Chemie und Physik im Stande, uns gewisse Raumgrössen auszurechnen. Indem auf Grund dieses Erfahrungsschatzes das Maass des Kleinen sich nicht mehr willkürlich bestimmen lässt, wird erst die Einschachtelungstheorie ad absurdum geführt.

Wie wäre es auch sonst anders zu verstehen, dass die scharfsinnigsten Naturforscher und Philosophen Evolutionisten waren, und dass neben der Präformationstheorie mit ihrer anscheinend logischen Folgerichtigkeit eine epigenetische Auffassung des Entwicklungsprocesses keinen Boden fassen wollte?

Wolff's Theoria generationis fand bei seinen Zeit-

genossen keinen Glauben, weil er dem in sich geschlossenen System der Evolutionisten nur einzelne Thatsachen der Erfahrung, über deren richtige Auffassung sich streiten liess, entgegenstellen konnte, und weil überhaupt in seiner Zeit bei dem embryonenhaften Zustand der naturwissenschaftlichen Forschungsmethoden das begriffliche vor dem anschaulichen Denken im Vortheil war. Um so höher ist seine That zu schätzen, als ein Protest des anschaulichen gegenüber dem mehr begrifflichen und zum Dogma erhobenen Denken. An der Hand der Erfahrung sucht Wolff den Trugschluss der Präformation, dass im Keim der Organismus schon fertig vorgebildet sei, aufzudecken und dann zu beweisen, dass jede Entwicklung auf Neubildung oder Epigenesis beruhe, dass der Keim aus einer organischen, structurlosen Substanz bestehe, welche erst durch den Entwicklungsprocess allmählich organisirt oder formirt werde, und dass die Natur wirklich im Stande sei, allein durch die ihr innewohnenden Kräfte einen Organismus aus einer structurlosen Substanz zu produciren.

Interessant ist, wie Wolff[1]) in poetischen Worten das Wesen der Präformation und Epigenese einander gegenüberstellt. „Sie werden sich noch erinnern," heisst es beim zweiten Beweis der Unwahrscheinlichkeit der Präformation, „dass eine Evolution ein Phänomen war, welches seinem Wesen nach gleich bei der Schöpfung von Gott erschaffen, aber in einem unsichtbaren Zustande erschaffen wurde, eine Zeit lang unsichtbar blieb und alsdann sichtbar wurde. Sie sehen bald, ein „entwickeltes" Phänomen ist ein Wunderwerk, welches von den gemeinen Wunderwerken nur darin unterschieden ist, dass es erstlich zur Zeit der Schöpfung schon von Gott producirt ist, zweitens, dass es eine Zeit lang, ehe es zum Vorschein gekommen, unsichtbar ge-

blieben ist. Alle organischen Körper sind also wahre Arten von Wunderwerken. Allein wie sehr ändert sich nicht dadurch der Begriff, den wir von der gegenwärtigen Natur haben, und wie viel verliert er nicht von seiner Schönheit! Bishero war sie eine lebendige Natur, die durch ihre eigenen Kräfte unendliche Veränderungen herfürbrachte. Jetzo ist sie ein Werk, welches nur Veränderungen herfürzubringen scheint, in der That aber und dem Wesen nach unverändert so liegen bleibt, wie es gebauet war, ausser, dass es allmählich immer mehr und mehr abgenutzt wird. Zuvor war sie eine Natur, die sich selbst destruirte und sich selbst von Neuem wieder schuf, um dadurch unendliche Veränderungen herfürzubringen und sich immer wieder auf einer neuen Seite zu zeigen. Jetzo ist sie eine leblose Masse, von der ein Stück nach dem anderen herunterfällt, so lange bis der Kram ein Ende hat."

Wer jetzt freilich in Wolff's Theoria generationis eine Antwort auf die Frage erwartet, mit welchen Mitteln oder Kräften die Natur die organischen Formen bildet, wird dieselbe vergeblich suchen. Denn was ist die Vis essentialis, mit welcher Wolff die sich gestaltende, organische Substanz ausstattet, oder der später von Blumenbach in die Wissenschaft eingeführte Nisus formativus oder Bildungstrieb anders als ein leeres Wort für eine Sache, die man zwar gern mit dem Denken begreifen wollte, aber zur Zeit nicht begreifen konnte? Wolff's Epigenesis hat überhaupt nicht die Bedeutung einer in sich abgeschlossenen Theorie, was sie ihrer ganzen Grundlage nach nicht sein konnte. Denn die Erforschung der Kräfte, durch welche die Natur den organischen Entwicklungsprocess in's Werk setzt, kann nur Schritt für Schritt und langsam vorwärtsschreiten; sie wird noch für lange Zeit die vornehmste Aufgabe aller

biologischen Wissenschaften bilden. Die Theorie der Epigenese will auf dem Wege der Erfahrung durch Naturforschung mit einem Inhalt, der sich immer reicher gestaltet, versehen werden, kann aber nicht wie die Theorie der Präformation ein in sich abgeschlossenes System darstellen.

Die Bedeutung von Wolff's Lehre beruht daher meiner Auffassung nach hauptsächlich in der Verneinung der rein formalen Theorie der Präformation unter Berufung auf die durch anschauliches Denken gewonnenen, ihr widersprechenden Erfahrungen. Damit hat Wolff die eine unbefangene Forschung einengenden Schranken beseitigt und den für die Naturwissenschaft allein möglichen Weg der Erkenntniss betreten, auf welchem die biologische Wissenschaft in unserem Jahrhundert ihre grossen Erfolge erreicht hat.

Ausgerüstet mit ungleich reicheren Kenntnissen und mit feineren Untersuchungsmethoden als vor 100 Jahren, sehen heute die Naturforscher das Problem der organischen Entwicklung an. Trotzdem spielen auch jetzt noch ähnliche Gegensätze wie ehedem, nur zeitgemäss umgeändert, in unser Denken hinein bei der Erörterung der Frage, was das eigentliche Wesen des organischen Entwicklungsprocesses ist, und in welchem ursächlichen Verhältniss Anlage und Anlageproduct und umgekehrt zu einander stehen.

In zutreffender Weise hat Roux[2]) die gegensätzliche Auffassung, die man auch jetzt noch mit dem Begriff der Entwicklung verbinden kann, und die in früherer Zeit in der Theorie der Präformation und der Epigenese ihren Ausdruck gefunden hat, in seinen Beiträgen zur Entwicklungsmechanik des Embryo wieder auseinandergesetzt:

„Unter Entwicklung selber verstehen wir, den Begriff in seiner gewöhnlichen Bedeutung gefasst, das Entstehen von wahrnehmbarer Mannigfaltigkeit. In der Wahrnehmbarkeit der entstehenden Mannigfaltigkeit enthält dieser Begriff ein menschlich subjectives Moment, welches uns bezüglich weiterer Einsicht nöthigt, ihn selber in zwei verschiedene Theile zu zerlegen: in die wirkliche Production von Mannigfaltigkeit und in die blosse Umbildung von nicht wahrnehmbarer Mannigfaltigkeit in wahrnehmbare, sinnenfällige."

„Die so unterschiedenen beiden Arten von Entwicklung stehen in einem Verhältniss zu einander, welches an die alten Gegensätze der Epigenesis und der Evolution erinnert, also an die Alternative einer Zeit, in der es die Aufgabe und alleinige Möglichkeit war, zunächst die geformten Producte der Bildungsvorgänge, die äusserlich sichtbaren Formwandlungen, festzustellen. Bei dieser descriptiven Untersuchung der formalen Entwicklung trug die Epigenesis, die successive Bildung neuer Formen, den vollkommenen Sieg über die Evolution, über die blosse Wahrnehmbarwerdung von vornherein vorhandener Formeneinzelheiten davon."

„Bei einem tiefern Eindringen in die Bildungsvorgänge, dessen die causale Untersuchung benöthigt, werden wir indess von neuem vor die Alternative gestellt und zugleich veranlasst, sie in einer tieferen Bedeutung zu erfassen."

„Wenn hierbei die bisherigen Bezeichnungen beibehalten werden sollen, so bedeutet alsdann Epigenesis nicht bloss die Bildung mannigfacher Formen durch die Kräfte eines formal einfachen, aber vielleicht in seinem Inneren ausserordentlich complicirten Substrates, sondern die Neubildung von Mannigfaltigkeit im strengsten Sinne,

die wirkliche Vermehrung der Mannigfaltigkeit. Evolution dagegen ist hiernach das blosse Wahrnehmbarwerden präexistirender, latenter Verschiedenheiten. Es ist klar, dass nach diesen allgemeineren Definitionen Vorgänge, welche der formalen Betrachtung als Epigenesis sich darstellen, in Wirklichkeit vorwiegend oder rein Evolutionen sein können; und wir erkennen demnach, dass wir bei dem beabsichtigten tieferen Eindringen in das Entwicklungsgeschehen aufs Neue vor die Frage gestellt werden: Ist die embryonale Entwicklung Epigenesis oder Evolution? Ist sie Neubildung von Mannigfaltigkeit oder Sichtbarwerden einer vorher für uns unsichtbaren Mannigfaltigkeit?"

So sehen wir denn in unseren Tagen sich die Forscher wieder, nachdem der Streit eine Zeit lang geruht hatte, in zwei Gruppen sondern, von denen die eine sich um die Fahne der Präformation, die andere um die Fahne der Epigenesis sammelt.

An der Spitze der ersteren hat die Führung Weismann übernommen, der sich seit einem Jahrzehnt als Theoretiker mit den hier einschlägigen Fragen unausgesetzt beschäftigt hat und jetzt in seinem Werk, das Keimplasma, seine vielfach modificirten Anschauungen[3]) zu einer einheitlichen Theorie zusammengefasst hat. Wie er jetzt unumwunden erklärt, ist er zu der Einsicht gelangt, dass es eine epigenetische Entwicklung überhaupt nicht geben kann. „Im ersten Capitel meines Buches," bemerkt er, „wird man einen förmlichen Beweis für die Wirklichkeit der Evolution finden, und zwar einen so einfachen und naheliegenden, dass ich heute kaum begreife, wie ich so lange an ihm vorübergehen konnte." Und an einer anderen Stelle heisst es: „Man wird wohl mit mir die Ueber-

zeugung gewinnen, dass die Ontogenese nur durch Evolution, nicht durch Epigenese erklärt werden kann."

Der Denkprocess, der sich bei den Evolutionisten bewusster oder unbewusster Weise gewöhnlich abspielt und ihr Endergebniss bedingt, ist für die Richtung ihrer Forschung bezeichnend. Von der Thatsache ausgehend, dass durch den Keim oder die Anlage die Eigenschaften der Eltern auf das Entwicklungsproduct bis in das kleinste Detail oft ausnahmslos vererbt werden, folgern sie, dass in dem anscheinend gleichartigen Keime schon die bewirkenden Ursachen für alle die aus ihm entstehende Mannigfaltigkeit enthalten sein müsse, da die Entwicklung hauptsächlich auf Selbstdifferenzirung beruhe. Folglich ist die sinnenfällige Einfachheit nichts Anderes als latente, durch den Entwicklungsprocess erst offenbar werdende Mannigfaltigkeit. Latente Mannigfaltigkeit muss aber auch an ein körperliches Substrat gebunden sein, an Stofftheilchen, für welche man die verschiedensten Namen erfunden hat. Da man aus der sinnlichen Erfahrung über diese Theilchen, die wegen ihrer unendlichen Kleinheit für unser körperliches Auge unsichtbar sind, nichts wissen kann, suchen die modernen Evolutionisten dieselben mit den Augen des Geistes zu schauen, indem sie alle die sichtbaren Merkmale des ausgebildeten Organismus auf die ungetheilte Eizelle reflectiren und so die Dotterkugel mit einem System kleinster Theilchen bevölkern, die gröberen Theilchen des Organismus qualitativ und auch in räumlicher Anordnung entsprechen sollen.

Mit einer wahren Virtuosität hat Weismann dieses Verfahren geübt, welches er gleichsam zu einer neuen, naturwissenschaftlichen Forschungsmethode ausgebildet hat. Hierfür ein Beispiel. „Es wäre unmöglich," heisst es in seinem Keimplasma, „dass irgend eine kleine Stelle der Haut des

Menschen sich vom Keime aus, d. h. erblich und für sich allein, verändern könnte, wenn nicht in der Keimsubstanz ein wenn auch noch so kleines Lebenselement vorhanden wäre, welches gerade dieser Hautstelle entspräche und dessen Variation die der betreffenden Hautstelle nach sich zöge. Verhielte es sich nicht so, so könnte es keine „Muttermäler“ geben.“

Somit wären wir denn in etwas veränderter Weise wieder auf dem Standpunkt der Evolutionisten des vorigen Jahrhunderts angelangt, nach welchem der Keim das ausserordentlich kleine Miniaturbild des ausgebildeten Geschöpfes sein soll. In der That sehe ich von dieser alten Lehre den Neuevolutionismus, wie ihn jetzt Weismann hauptsächlich begründet hat, vorwiegend nur in zwei Punkten abweichen, durch welche den Forschungsergebnissen unseres Jahrhunderts Rechnung getragen wird. Der eine Punkt betrifft das Lageverhältniss der Theile im entwickelten und im latenten Zustand, für welches die alten Evolutionisten eine vollständige Identität behaupteten. Zwar lässt Weismann auch seine zahllosen Keimtheilchen zu einer festen Architektur von beinahe unfassbarer Complicirtheit verbunden sein. Der Keim ist ihm ein unendlich fein zusammengesetzter Organismus, ein Mikrokosmus im wahren Sinne, in welchem jeder selbständig variable Theil, der in der ganzen Ontogenese vorkommt, auch durch ein lebendes Theilchen vertreten ist, und in welchem jedes dieser Theilchen seine bestimmte vererbte Lage, Zusammensetzung und Vermehrungsgeschwindigkeit hat. Von der Beschaffenheit dieser Theilchen lässt er die Beschaffenheit des correspondirenden Theils des fertigen Körpers, sei dieser eine Zelle oder deren mehrere oder viele, abhängen.

Aber da während der Entwicklung die Theile des Em-

bryo vielfache, uns sichtbare Lageveränderungen und Metamorphosen erfahren, so sieht Weismann sich zu der Annahme gezwungen, dass der Keim als Mikroorganismus kein einfaches Miniaturbild des fertigen Thieres sei, sondern dass die kleinsten Theilchen in ihm ganz anders angeordnet liegen, als die ihnen entsprechenden Körpertheile im fertigen Thier.

Der zweite Punkt betrifft die Entstehung der Keime, welche die alten Evolutionisten, um die Continuität der Entwicklung zu erklären, in einander geschachtelt sein liessen. Diese Klippe umschifft zwar Weismann, indem er die Keime für theilbar erklärt, aber uns den Beweis schuldig bleibt, in wiefern eine Theilbarkeit bei der unfassbaren Complicirtheit der Architektur der fest unter einander verbundenen, unendlich zahlreichen Theilchen überhaupt möglich ist.

Wenn in den beiden hervorgehobenen Punkten der neue vom alten Evolutionismus abweicht, so scheint mir dagegen eine Gemeinsamkeit zwischen beiden in methodischer Beziehung vorzuliegen, in der Art der Argumentation und Schlussbildung. Indem die Naturforscher zum Zweck der Befriedigung unseres Causalitätsbedürfnisses die sichtbare Mannigfaltigkeit des fertigen Organismus in latente Mannigfaltigkeit des Keimes umwandeln und diese durch erfundene Zeichen, durch mannigfaltige, zu einem System verbundene kleinste Stofftheilchen auszudrücken versuchen, so schaffen sie sich ein Phantasiegebilde, das zwar dem Zweck, zu dem es erfunden ist, der Befriedigung des Causalitätsbedürfnisses, anscheinend genügt, sich aber, da es sich doch nur um latente, vielleicht auch nur um eingebildete Mannigfaltigkeit handelt, der Controlle unseres anschaulichen Denkens entzieht. Sie schaffen so unserem Causalitätsbedürfniss künstlich ein Ruhekissen, wie die Philosophen,

welche die Erschaffung der Welt durch ein ausserweltliches Princip bewirkt werden lassen.

Aber dieses Ruhekissen ist für die forschende Wissenschaft ein gefährliches. Denn wer in der geschilderten Weise auf dem Gebiete des Unsichtbaren baut, nimmt leicht die für die latente Mannigfaltigkeit erfundenen, künstlichen Zeichen für wirkliche Bausteine, und er spinnt sich unter Umständen in die Fäden seiner Gedankenarbeit, die ihm so durchaus logisch erscheint, so fest ein, dass er schliesslich dieser Arbeit seiner Vernunft mehr traut als der Natur selbst.

„Es giebt eben noch andere Wege,“ erklärt Weismann im Keimplasma, „um zu principiellen Anschauungen zu gelangen, als den Versuch, und nicht immer ist der Versuch die sicherste Entscheidung, wenn er auch zuerst völlig beweisend erscheint. Mir scheint, dass uns vorsichtige Schlüsse aus den allgemeinen Vererbungsthatsachen hier sicherer leiten, als die Ergebnisse solcher nie ganz reinen und unzweifelhaften Versuche, so höchst werthvoll dieselben auch sind, und so sehr sie mit in die Waagschaale zu legen sind. Wenn man sich dessen erinnert, was in dem Abschnitt über die Architektur des Keimplasmas zur Begründung der Determinantenlehre gesagt wurde, so wird man wohl mit mir die Ueberzeugung gewinnen, dass die Ontogenese nur durch Evolution, nicht durch Epigenese erklärt werden kann.“

Auf einem mehr epigenetischen Standpunkt stehend, bin ich den evolutionistischen Lehren in ihren verschiedensten Modificationen schon seit vielen Jahren und häufig entgegengetreten[4]); so bekämpfte ich schon in den mit Richard Hertwig veröffentlichten Studien zur Blätter-Theorie das

vermeintliche Gesetz, dass die Keimblätter histologische Primitivorgane seien. Dann suchte ich in der kleinen Schrift „das Problem der Befruchtung, eine Theorie der Vererbung“ das von His aufgestellte Princip der organbildenden Keimbezirke zu widerlegen. In meiner Abhandlung „Vergleich der Ei- und Samenbildung bei Nematoden“ sprach ich mich gegen die wesentlichen Grundzüge der Lehre Weismanns vom Keimplasma aus und hob den Unterschied der von Strasburger und mir gleichzeitig aufgestellten Theorie, dass der Kern der Träger der Vererbungssubstanz sei, gegenüber der evolutionistischen Fassung, welche ihr darauf Weismann gegeben hat, in aller Schärfe hervor.

Die Schrift „Urmund und spina bifida“ und eine Gelegenheitsrede „Aeltere und neuere Entwicklungstheorien“ gab mir Gelegenheit, die von Roux gelehrte und durch Experimente scheinbar gut begründete Mosaiktheorie anzugreifen und ihr gegenüber die Thesen zu vertheidigen: „Die Entwicklung eines Organismus ist keine Mosaikarbeit; die Theile eines Organismus entwickeln sich in Beziehung zu einander, oder die Entwicklung eines Theils ist abhängig von der Entwicklung des Ganzen.“ Die Arbeiten von Roux veranlassten mich, zugleich auch im Anschluss an die werthvollen Versuche von Driesch eine Reihe von Experimenten zur besseren Begründung meiner mehr epigenetischen Auffassung der Entwicklung auszuführen. Ihre Ergebnisse sind kürzlich veröffentlicht worden unter dem Titel „Ueber den Werth der ersten Furchungszellen für die Organbildung des Embryo.“

Da ich mich in letzterer Abhandlung vorzugsweise auf eine Darstellung und Deutung der Versuchsergebnisse beschränkt habe, so stellte ich gleich am Schluss eine Fortsetzung mehr theoretischen Inhalts in Aussicht. Dieselbe will hiermit an die Oeffentlichkeit treten.

Nachdem ich mich so viele Jahre theils beobachtend, theils theoretisirend mit dem Problem der Entwicklung und der Vererbung beschäftigt habe, ist es mir ein Bedürfniss und eine Pflicht geworden, den Standpunkt, den ich in mehreren Schriften eingenommen habe, jetzt im Zusammenhang und ausführlicher, als es bei früheren Gelegenheiten geschehen konnte, darzulegen. Um so mehr scheint mir dies geboten, als Weismann in seinem letzten Hauptwerk „das Keimplasma" eine sehr sorgfältige und mit einem Aufwand von viel Scharfsinn ausgearbeitete Theorie der Evolution geliefert hat, mit welcher meine früheren Ausführungen nicht zu vereinbaren sind. Die principiellen Differenzen, die zwischen Weismann und meinen Ansichten bestehen, treten jetzt noch klarer und handgreiflicher hervor. Zwar habe ich schon in meinem Lehrbuch der Anatomie und Physiologie der Zelle (veröffentlicht im Herbst 1892) eine kurze Darstellung meiner Vererbungstheorie im neunten Capitel „Die Zelle als Anlage eines Organismus" gegeben. Hierbei konnte aber einerseits das zu gleicher Zeit erschienene Werk von Weismann nicht berücksichtigt werden, andererseits bedingte es der Charakter des Lehrbuchs, dass ich nur eine Skizze, aber keine ausführliche Begründung und Ausarbeitung meines Standpunktes geben konnte.

Indem ich dies jetzt vornehme, wird meine Aufgabe eine doppelte sein, eine Aufgabe theils negativer, theils positiver Art. Erstens habe ich mich mit den Gründen, welche neuerdings zu Gunsten der Präformationstheorie vorgebracht worden sind, auseinanderzusetzen, ihre Fundamente zu prüfen, die sich darbietenden Schwächen aufzudecken und Trugschlüsse zu widerlegen. Da Weismann als Theoretiker ohne Frage das Gebiet am meisten durchgearbeitet

und die Präformation wieder in ein geschlossenes System gebracht hat, so ist es von selbst geboten, dass ich mich vorzugsweise mit der von ihm gegebenen Fassung, wie sie in der Keimplasmatheorie vorliegt, werde zu beschäftigen haben. Wenn ich mich auch ungern in eine Polemik einlasse, so ist dieselbe im Interesse der Sache doch nicht zu umgehen. Denn die Entscheidung einer so principiellen Frage, in wie weit die organische Entwicklung Evolution oder Epigenese ist, kann für die zukünftige Gestaltung der Biologie, für die Richtung und Methode der Forschung, nicht ohne Bedeutung bleiben.

Die Kritik der Weismann'schen Hypothese soll aber nichts weniger als Selbstzweck sein, sie soll in erster Linie nur dazu dienen, uns die Wege zu zeigen, auf welchen nach meiner Ansicht ein tieferes Eindringen in das Wesen des organischen Entwicklungsprocesses zu erreichen ist. Daher wird dem ersten ein zweiter Abschnitt folgen, in welchem ich meinen Standpunkt ausführlicher, als es schon früher geschehen ist, und wie ich hoffe, noch besser begründet, darlegen werde.

# Erster Theil.

## Die Keimplasmatheorie und die Determinantenlehre von Weismann.

In mehreren Schriften: „Ueber Leben und Tod", „Ueber die Dauer des Lebens" etc. glaubt Weismann einen tiefgreifenden Gegensatz zwischen einzelligen und vielzelligen Organismen entdeckt zu haben. Die Einzelligen sind keinem natürlichen Tod unterworfen, sie sind, da sie die Fähigkeit haben, sich durch Theilung unausgesetzt zu vermehren, unsterblich. Die vielzelligen Organismen dagegen müssen nach einer bestimmten Lebensdauer zerfallen, sie sind sterblich. Eine Ausnahme machen bei ihnen nur die Geschlechtszellen, welche, wie die Einzelligen, das Vermögen unbeschränkter Vermehrung besitzen und daher wie diese unsterblich sind. Weismann wird so dazu geführt, auch einen Gegensatz aufzustellen zwischen „somatischen, sterblichen Zellen" und zwischen unsterblichen Keimzellen eines vielzelligen Organismus. Letztere sollen nie aus

somatischen Zellen hervorgehen, sondern direct von der Eizelle abstammen.

In ähnlicher Weise hat sich Nussbaum ausgesprochen, welcher das gefurchte Ei sich frühzeitig in das Zellenmaterial des Individuums und in die Zellen für die Erhaltung der Art sondern lässt. Er hat den Satz aufgestellt, dass nach der Abspaltung der Geschlechtszellen aus dem Zellenmaterial des gefurchten Eies die Conti des Individuums und der Art völlig getrennt sind, dass die Geschlechtszellen an dem Aufbau der Gewebe des Individuums keinen Antheil haben, und dass aus dem Zellenmaterial des Individuums keine einzige Ei- oder Samenzelle hervorgeht.

Von Nussbaum weicht Weismann aber in einem wesentlichen Punkt ab. Er legt kein Gewicht darauf, dass die Geschlechtszellen sich direct als Zellen vom Ei, aus welchem das Individuum hervorgegangen ist, ableiten lassen. Denn bei den Hydroiden z. B. fand er eine solche Beziehung nicht nachweisbar; er denkt sich daher den Zusammenhang in der Weise, dass bei jeder Ontogenese ein Theil des Protoplasma, aus welchem die elterliche Eizelle besteht, beim Aufbau des kindlichen Organismus nicht verbraucht wird, sondern unverändert für die Keimzellen der folgenden Generation reservirt bleibt. Er nimmt daher nicht wie Nussbaum eine Continuität der Geschlechtszellen, sondern nur eine Continuität des Keimprotoplasma an, welches er sich gewissen Zellfolgen, die zu den Geschlechtszellen werden, beimischen lässt. Vom Keimprotoplasma aber unterscheidet er das Körperprotoplasma als Grundlage der sterblichen, somatischen Zellen.

Eine veränderte Fassung gewinnt die Keimplasmatheorie im Jahre 1885, nachdem in zwei gleichzeitig und unabhängig von einander in dem Jahre 1884 erschienenen Schriften von Strasburger und von mir der Gedankengang näher ausgeführt worden war, dass der Zellenkern, wie ich mich kurz ausdrückte, der Träger der Eigenschaften, welche von den Eltern auf ihre Nachkommen vererbt werden, also Vererbungssubstanz oder Erbmasse sei.

Weismann nimmt diesen Gedanken auf, modelt ihn aber im Sinne seiner ursprünglichen Keimplasmatheorie um. Nicht jede Kernsubstanz schlechtweg ist nach ihm Vererbungssubstanz, sondern nur ein bestimmter Theil derselben, welcher sich durch die ganze Entwicklung des Individuums hindurch in seiner Zusammensetzung unverändert erhält und wieder zum Ausgangspunkt für neue Entwicklungsreihen wird. Der grösste Theil der Kernsubstanz aber verharrt, wie Weismann des Weiteren durchzuführen versucht, nicht in diesem Zustand.

Daraus, dass die Zellschichten des Embryo von ganz verschiedener Natur werden und sich zu verschiedenen Organen und Geweben differenziren, macht Weismann den Rückschluss, dass auch die Kernsubstanz während des Entwicklungsprocesses verschieden werde, dass sie sich in regelmässiger, gesetzmässiger Weise während der Ontogenese verändere, so dass schliesslich jede histologisch differenzirte Zelle auch ihr specifisches Kernplasma erhält. Nur der Kern des befruchteten Eies besteht Anfangs aus reinem Keimplasma. Mit dem Furchungsprocess aber beginnt eine Sonderung und Umwandlung desselben. So würden „bei der ersten Theilung die Kerne der beiden Furchungskugeln in der Weise verschieden werden, dass die eine nur die Ver-

erbungstendenzen des Ektoderms, die andere die des Entoderms enthielte. Im weitern Verlauf würde das ektodermale Kernplasma sich sondern in das die erblichen Anlagen des Nervensystems enthaltende und in das die Anlagen der äussern Haut enthaltende Kernplasma. In ersterem würden sich wieder im Laufe weiterer Zell- und Kerntheilungen die Kernsubstanzen sondern, welche die Vererbungstendenzen der Sinnesorgane enthalten von denjenigen, welche die Vererbungstendenzen der Centralorgane enthalten, u. s. f. bis zur Anlage aller einzelnen Organe und der Ausbildung der feinsten histologischen Differenzirungen."

Weismann nennt das vom ursprünglichen Keimplasma verschieden werdende Kernplasma das histogene, weil es den specifischen Charakter der Gewebe bestimmen soll. Er nimmt für das ursprüngliche Keimplasma die complicirteste Molecularstructur an, für das histogene Kernplasma der definitiven Gewebszellen, Muskel-, Nerven-, Sinnes-, Drüsenzellen einen relativ einfacheren Bau. Wenn im Laufe der Ontogenese Kernkeimplasma in histogenes Kernplasma umgebildet wird, muss die moleculare Structur desselben sich mehr und mehr vereinfachen in demselben Maasse, als es immer weniger verschiedene Entfaltungsmöglichkeiten in sich zu enthalten braucht.

In consequenter Ausführung des eben entwickelten Ideengangs sind nach Weismann nur Zellen, welche Kernkeimplasma besitzen, in der Lage, wieder einen ganzen Organismus aus sich hervorgehen zu lassen, während Zellen mit histogenem Kernplasma, seien es Embryonalzellen, seien es Zellen des Ektoderms oder Entoderms, diese Fähigkeit eingebüsst haben, da sich Kernplasma von einfacherer Molecularstructur nicht wieder in solches von complicirterer Structur zurückverwandeln kann. Es muss da-

her, so wird weiter gefolgert, vom Keimplasma des Furchungskerns ein Theil unverändert während aller Kerntheilungsprocesse erhalten bleiben, indem es der histogenen Kernsubstanz gewisser Zellfolgen beigemischt wird. Eier und Samenkörper entstehen nur dann, wenn Keimplasma auf gewisse Zellen vom Furchungskern her übertragen worden ist und über die histogene Kernsubstanz die Herrschaft gewinnt. In diesem Sinne verbessert nun Weismann einen früher von ihm aufgestellten Satz, dass die Keimzellen gleich den Einzelligen unsterblich seien. Dieser Ausspruch sei verbaliter und streng genommen nicht richtig, denn sie bergen nur den unsterblichen Theil des Organismus, das Keimplasma.

Die weitere Entwicklung der Weismann'schen Anschauungen ist hierauf durch die Schriften von Nägeli, de Vries und Wiesner, welche über die feinere Zusammensetzung der Erbmasse und über den elementaren Aufbau des Zellkörpers neue Hypothesen aufgestellt haben, sehr wesentlich beeinflusst worden. Namentlich schliesst sich Weismann der Auffassung von de Vries an, welcher die von Darwin begründete Lehre der Pangenesis, dass kleinste, mit dem Vermögen der Theilung begabte Stofftheilchen, die Keimchen, Träger der erblichen Eigenschaften sind, wieder aufgegriffen, aber in zeitgemässer und nicht unerheblicher Weise umgestaltet hat.

Auf diesen verschiedenartigen Grundlagen hat jetzt Weismann bis in's kleinste Detail eine Theorie ausgearbeitet, für welche er seine früheren Schriften nur als Vorarbeiten betrachtet, für welche er aber aus ihnen doch die wesentlichsten und am meisten charakteristischen Ideengänge in etwas umgemodelter Form herübergenommen hat. Ihr hauptsächlichster Inhalt ist folgender:

Die Substanz, welche der Träger der erblichen Eigenschaften einer Organismenart ist (Idioplasma Nägeli's), ist nicht in der gesammten Stoffmasse der Ei- und Samenzelle, sondern nur in ihrer Kernsubstanz gegeben (Hypothese von Hertwig und Strasburger). Weismann nennt letztere Keimplasma unter Umänderung des früher mit diesem Worte verbundenen Begriffes. Das Keimplasma jeder Organismenart besitzt eine ausserordentlich complicirte, historisch allmählich entstandene, feste Architektur. In derselben werden einfachere und zusammengesetztere Bestandtheile als Biophoren, Determinanten, Iden, Idanten unterschieden.

Die Biophoren sind die kleinsten Stoffeinheiten, an welchen die Grundkräfte des Lebens, Assimilation, Stoffwechsel und Vermehrung durch Theilung zu Tage treten, sie entsprechen also dem, was Herbert Spencer als physiologische Einheiten, Darwin als Keimchen, de Vries als Pangene, Hertwig als Idioblasten bezeichnet hat. Sie sind die Träger der verschiedenen Zelleneigenschaften. Es giebt im Keimplasma eine sehr grosse Menge verschiedener Arten derselben proportional der Anzahl der verschiedenen Zelleneigenschaften.

Die Determinanten sind mit besonderen Eigenschaften ausgerüstete Einheiten nächst höherer Ordnung, Gruppen von mehreren Biophorenarten. Auch sie besitzen das Vermögen der Theilbarkeit, welches durch eine Vermehrung der innerhalb ihres festen Verbandes befindlichen Biophoren eingeleitet und veranlasst wird. Jede Zelle eines vielzelligen Organismus wird in ihrem histologischen Charakter durch je eine Determinante bestimmt (Zellendeterminante). Den Begriff der Determinante hat Weismann hauptsächlich eingeführt, um nicht zu der Annahme gezwungen zu werden, dass im Keimplasma jede einzelne

Zelle durch ihre eigenen Biophoren vertreten ist. Es giebt kleine Körpertheile, in welchen eine Zelle der anderen gleicht, und für welche daher im Keimplasma eine einzige Determinante, die sich später durch Theilung vermehrt, genügt. Dagegen muss für jede Zelle oder Zellgruppe des Körpers, welche selbstständig variabel sein soll, eine besondere Determinante im Keimplasma vorhanden sein. Es muss daher das Keimplasma einer Organismenart so viele Determinanten oder Bestimmungsstücke enthalten, als selbstständig vom Keim aus variabele Zellen und Zellgruppen (Vererbungsstücke oder Determinaten) im Organismus auftreten.

Aus der Annahme, dass durch je eine Determinante je eine im Körper räumlich genau bestimmte Zelle oder Zellgruppe repräsentirt wird, zieht Weismann die weitere Folgerung, dass die Determinanten auch im Keimplasma fest localisirt und in sehr complicirter Weise zu einem Verbande vereint sein müssen; er nennt die so entstehende, eine complicirte Architektur aufweisende höhere Einheit von fester Begrenzung ein Id. Es ist der Inbegriff aller zum Aufbau eines Individuums der Art nöthigen Determinanten und entspricht der Substanz, welche in früheren Arbeiten von Weismann als Ahnenplasma bezeichnet wurde. Jedes Id muss wieder wachsen und sich theilen können, da nur durch ihre Vermehrung wieder Keimplasmen für neue Organismen entstehen können.

Für die Leitung der Ontogenese würde ein einziges Id schon genügen können; indessen lässt Weismann auf Grund eines Gedankenganges, der aus Erscheinungen der geschlechtlichen Fortpflanzung und Vererbung angeregt wurde und hier nicht näher dargelegt werden soll, das Keimplasma noch weiter zusammengesetzt sein, und zwar

aus zahlreichen, in vielen Fällen wohl weit über hundert etwas verschiedenen Ahnenplasmen oder Iden, die, von näheren oder entfernteren Vorfahren abstammend, als Erbstücke die Eigenthümlichkeiten des Baues derselben überliefern und eventuell bei einer Gelegenheit zur Wirksamkeit kommen (Erklärung des Atavismus).

In welcher Weise tritt das mit einer so complicirten Architektur versehene Werk in Thätigkeit, um die Entwicklung des Eies zum fertigen Organismus zu leiten? Das Mittel, dessen sich die Natur zu diesem Zwecke bedient, ist die Zell- und Kerntheilung.

Nach einer Annahme von Weismann, welche, wie wir bald erfahren werden, einen sehr wichtigen Eckstein des ganzen Systems darstellt, giebt es zwei Arten von Kerntheilung, die sich zwar nach ihrem äusserlichen Verlauf durch Beobachtung nicht unterscheiden lassen, die aber nach ihrer Wirkung grundverschieden ausfallen. Die eine Art wird als erbgleiche oder integrelle Theilung, die andere als erbungleiche oder differentielle bezeichnet. Die erstere ist für das Hypothesengebäude von Weismann sehr nebensächlich; sie beruht auf einer Verdoppelung der Anlagen durch Wachsthum und auf einer ganz gleichmässigen Vertheilung derselben auf beide Stäbchenhälften; sie tritt bei Gewebezellen ein, die Tochterzellen genau der gleichen Art hervorzubringen.

Die erbungleiche Theilung dagegen wird durch eine ungleiche Gruppirung der Anlagen während ihres Wachsthums eingeleitet; in Folge dessen spalten sich die Iden derartig, dass hierbei die in ihnen eingeschlossenen Determinanten in ganz verschiedenen Combinationen auf die Tochter-Iden übertragen werden. Diese Art der Halbirung des Keimplasmas spielt bei der Umwandlung des Eies in

den fertigen Organismus die Hauptrolle, da nur durch ihre richtige Functionirung es möglich ist, dass die im Keimplasma eingeschlossenen zahllosen Determinanten oder Bestimmungsstücke so entwickelt werden, dass sie, zur rechten Zeit an den richtigen Ort gebracht, in die Vererbungsstücke (Determinaten) des fertigen Körpers übergehen können.

Schon bei der ersten Eifurchung könnte zum Beispiel nach Weismann's Hypothese jedes Id des Keimplasmas sich in zwei Hälften spalten, von denen jede nur noch die Hälfte der Gesammtzahl der Determinanten enthält, und bei jeder folgenden Zelltheilung könnte sich dieser Zerlegungsprocess wiederholen, so dass die Ide der auf einander folgenden ontogenetischen Stadien von Stufe zu Stufe ärmer an Verschiedenartigkeit ihrer Determinanten werden. Danach würde, wenn das Keimplasma auf einer Stufe aus einer Million Determinanten zusammengesetzt ist, es auf einer folgenden nur noch aus einer halben Million, auf einer weiter folgenden nur aus einer Viertel-Million bestehen etc. Auf diese Weise würde die Architektur der Ide immer einfacher werden und ihren denkbar einfachsten Bau schliesslich in den functionirenden Zellen des fertigen Körpers erreichen, in denen sie nur aus einer Art von Determinanten besteht, aus derjenigen nämlich, welche den Charakter der betreffenden Zelle zu bestimmen hat und sich dabei in die Biophoren oder Eigenschaftsträger der Zelle auflöst.

„Es ist ein wunderbar verwickelter Process der Auseinanderlegung des Keimplasmas," bemerkt hierzu Weismann, „eine wahre ‚Entwicklung', bei welcher jede Id-Stufe mit Nothwendigkeit aus der vorhergehenden folgt und so allmählich die Tausende und Hunderttausende von

Vererbungsstücken zu Stande kommen, jedes am richtigen Platz und jedes mit der ihm zukommenden Determinante versehen." „Auf dieser verwickelten Zerlegung der Determinanten des Keimplasma-Id's beruht der ganze Aufbau des Körpers, beruht die Herstellung seiner gröberen Theile, seiner Gliederung, seiner Organbildung bis herab zu der durch die Zellenzahl bestimmen Grösse dieser Organe. Die Vererbung der Eigenschaften allgemeinster Art, also des Bauplans eines Thieres, aber auch die die Klasse, Ordnung, Familie, Gattung kennzeichnenden Eigenschaften beruhen ausschliesslich auf diesem Vorgang."

Durch den Mechanismus der erbungleichen Theilung bleiben indessen zwei grosse Erscheinungsgebiete unerklärt, die Erscheinungen der Reproduction und die Erscheinungen der Regeneration. Hier hilft sich Weismann mit folgenden Annahmen.

Die eine Annahme ist die schon oben skizzirte Hypothese von der Continuität des Keimplasmas. Da sich die Zerlegung des Keimplasmas in seine einzelnen Determinanten, welche während der Entwicklung des fertigen Körpers aus dem Ei stattfindet, nicht wieder rückgängig machen lässt, die künftigen Fortpflanzungszellen des Kindes aber unzerlegtes, vollständiges Keimplasma führen müssen, so muss sich dasselbe direct von demjenigen der elterlichen Keimzelle herleiten lassen. Während der Entwicklung, nimmt Weismann an, wird von den zahlreichen Iden des Keimplasmas, von denen ein jedes sämmtliche Anlagen enthält, nur eine Anzahl durch erbungleiche Theilung in die Determinanten zerlegt, welche den Verlauf der Embryogenese und den endlichen Charakter der Zellen bestimmen, ein anderer Theil dagegen bleibt unzerlegt, indem er seine Determinanten fest zusammenhält und sie bei

den Zelltheilungen nicht in ungleichen Gruppen auf die Tochterzellen vertheilt werden lässt. Der erstere Theil der Ide wird als actives, zerlegbares Keimplasma, der andere dagegen als inactives oder gebundenes Keimplasma oder als Nebenkeimplasma bezeichnet. Die activen Ide dienen zur Erklärung der embryonalen Vorgänge, welche von ihnen geleitet werden, das Nebenkeimplasma dagegen bleibt für die späteren Fortpflanzungszellen reservirt, es wird in gebundenem Zustand neben anderem activ werdenden Keimplasma durch mehr oder minder lange Zellfolgen hindurch bei der Zelltheilung weitergegeben; endlich giebt es seine Inactivität in irgend einer vom befruchteten Ei mehr oder weniger weit entfernten Zellengruppe auf, welcher dadurch der Stempel der Keimzellen aufgedrückt wird. Diese Versendung des Keimplasmas vom Ei bis zu der Keimstätte der Fortpflanzungszellen hin geschieht in gesetzmässiger Weise und durch ganz bestimmte Zellfolgen hindurch, welchen Weismann den Namen der Keimbahnen gegeben hat. Nur Zellen, welche noch Reste des ganzen, nicht zerlegten Keimplasmas besitzen, sind zur Erhaltung der Art geeignet und daher unsterblich, alle anderen, die in Folge des Zerlegungsprocesses durch erbuugleiche Theilung nur Bruchstücke des Ganzen (nur Determinantengruppen oder eine einzelne Determinante) enthalten, sind sterbliche Körperzellen.

In ähnlicher Weise wie die Entstehung von Keimzellen wird die Bildung von Knospen dadurch erklärt, dass von der befruchteten Eizelle aus inactives „Neben- oder Knospungs-Idioplasma“ gewissen Zellfolgen der Ontogenese beigegeben wird.

Die Erscheinungen des Generationswechsels machen ferner die Annahme nothwendig, dass bei den

Pflanzen- und Thier-Arten, die mit demselben ausgerüstet sind, „zweierlei Keimplasma existirt, welches immer mit einander vorkommt, im Ei sowohl, als in der Knospe, von welchem aber immer nur eines gleichzeitig activ ist und die Ontogenese beherrscht, während das andere inactiv bleibt". Das Alterniren dieser beiden Keimplasmen bedingt den Wechsel der Generationen. In ähnlicher Weise wird der Dimorphismus, der sich am häufigsten in Verschiedenheiten der beiden Geschlechter äussert, durch die Annahme von „Doppeldeterminanten" erklärt, welche für alle solche Zellen, Zellengruppen und ganze Organismen im Keimplasma enthalten sind, welche in zweierlei Gestalt auftreten können, männlich oder weiblich. Die eine der beiden Doppeldeterminanten bleibt inactiv, wenn die andere in Thätigkeit tritt.

Was endlich die Erscheinungen der Regeneration betrifft, so wird für die complicirteren Fälle, in welchen ganze Körpertheile, der Kopf, der Schwanz, ein Bein, nach eingetretenem Verlust wieder neu gebildet werden können, angenommen, dass die Zellen der regenerationsfähigen Theile ausser den sie selbst bestimmenden Determinanten noch Ersatz-Determinanten enthalten, welche die Anlagen der bei der Regeneration neu zu bildenden Theile sind. „Sie werden auf frühen Stufen der Ontogenese als ‚inactives Nebenidioplasma' gewissen Zellfolgen beigegeben und treten nur dann in Thätigkeit, wenn durch Verlust des betreffenden Theiles die Wachsthums-Widerstände gehoben werden."

## Kritik der Keimplasmatheorie.

Auf den ersten Blick wird Vielen das Weismann'sche Hypothesengebäude den Eindruck eines in sich abge-

schlossenen und wohl durchdachten Ganzen machen, und in diesem Sinne ist es auch in Referaten und Kritiken, soweit mir solche bisher zu Gesichte gekommen sind, im Allgemeinen [5]) beurtheilt worden. In der That hat Weismann auf die Detailausführung des Baues viel Mühe verwandt, insofern er die zahlreichen und verschiedenartigen Erscheinungen der Entwicklung und Vererbung, des Generationswechsels, der Regeneration, des Atavismus etc. durch seine Theorie zu erklären versucht hat; dagegen hat er es unterlassen, den Boden, auf welchem er baut, sorgfältig, auf seine Tragkraft und Zuverlässigkeit zu prüfen. Von den guten Fundamenten aber, die in die Erde zu liegen kommen und sich der Beurtheilung des unkundigen und des oberflächlichen Beobachters meist entziehen, hängt doch einzig und allein die Dauerhaftigkeit auch eines stattlichen und reich ausgeführten Gebäudes ab. In unserer Kritik kann die Detailausführung des Hypothesengebäudes übergangen, wohl aber muss seine Fundamentirung genau geprüft werden.

Im Mittelpunkt der Weismann'schen Theorie steht die Zelle mit ihren Eigenschaften, während Nägeli seine Idioplasmatheorie vom Zellenbegriff ganz frei zu machen und loszulösen versucht hat In dieser Beziehung nehme ich denselben Standpunkt wie Weismann ein, der auch von de Vries u. A. getheilt wird, und halte den von Nägeli geltend gemachten Ideengang nicht für ganz zutreffend.

Nägeli sucht seine Idioplasmatheorie von der Zellentheorie ganz unabhängig zu machen, weil die Zelle zwar eine für den morphologischen Aufbau sehr wichtige Einheit, aber nicht etwa allgemein die Einheit schlechthin sei. „Unter Einheit,“ bemerkt er, „müsse man, physikalisch aufgefasst, ein System von materiellen Theilen verstehen. Es gebe demnach in der organischen Welt eine grosse Zahl

von über- und untergeordneten Einheiten: die Pflanzen- und Thierindividuen, — die Organe, — Gewebstheile, — Zellgruppen (im Pflanzenreiche z. B. die Gefässe und Siebröhren), — die Zellen, — Theile von Zellen (Pflanzenzellmembranen, Plasmakörper, Plasmakrystalloide, Stärkekörner, Fettkügelchen u. s. w.), — die Micelle, — die Moleküle, — die Atome. Bald trete die eine, bald die andere Einheit in morphologischer und physiologischer Beziehung charakteristischer und ausgeprägter hervor. Somit sei kein Grund, warum bei einer allgemeinen Theorie eine besondere Stufe der Gestaltung begünstigt sein solle."

Wenn nun auch mit Nägeli anzuerkennen und nicht aus dem Auge zu verlieren ist, dass es in der organischen Welt eine grosse Zahl von über- und untergeordneten Einheiten giebt, ein Gesichtspunkt, der später von mir noch mit allem Nachdruck geltend gemacht werden wird, so ist doch ebensowenig zu übersehen, dass im ganzen Organismenreich die Zelle als Einheit sowohl in morphologischer als auch in physiologischer Hinsicht unter allen übrigen elementaren Einheiten ganz besonders in den Vordergrund tritt. Durch die Forschung ist dies auch thatsächlich anerkannt, wie die biologische Litteratur der letzten 30 Jahre lehrt. Insbesondere aber ist die Einheit der Zelle bei der Vererbungslehre nicht zu umgehen, weil ja nachgewiesenermaassen die Einheiten, vermittelst welcher sich die Arten durch Fortpflanzung erhalten, Sporen, Ei und Samenfaden, von Pflanzen wie von Thieren, den Formenwerth von Zellen haben.

Hier stehe ich im Gegensatz zu Nägeli, mit dessen Grundanschauungen ich sonst so vielfach übereinstimme.

Eine Vererbungstheorie muss mit der Zellentheorie in Uebereinstimmung zu bringen sein.

Wer die Pangenesistheorie von Darwin, Galton's Lehre vom stirp, das Idioplasma Nägeli's, Weismann's Keimplasmatheorie, die intracellulare Pangenesis von de Vries, His Lehre der organbildenden Keimbezirke oder Roux's Mosaiktheorie auf ihren Erklärungswerth und ihre Berechtigung prüfen will, wird sich nach meiner Ansicht auch vor die Frage gestellt sehen: wie lassen sich diese Lehren mit unserer Auffassung vom Bau und der Function der Zelle vereinen? Auch wo es gilt, sich zwischen der Alternative: Präformation, oder Epigenese? zu entscheiden, scheint mir die Zelle selbst mit Vortheil zum Ausgang einer kritischen Untersuchung dienen zu können. In diesem Sinne will ich kurz in einigen Sätzen das zusammenstellen, was nach unseren heutigen Kenntnissen des Zellenlebens, wie mir scheint, bei jeder Zeugungstheorie nicht ausser Acht gelassen werden darf.

Die Zelle, bestehend aus Protoplasma und einem Kern, ist ein Elementarorganismus, welcher für sich allein oder zu vielen verbunden die Grundlage für jede pflanzliche und thierische Organisation bildet. Sie besitzt eine unter Umständen ausserordentlich complicirte Structur, die in ihren wesentlichen Zügen (Micellar- und Molecularstructur) sich unserer Wahrnehmung entzieht, und ist aus sehr zahlreichen, chemisch verschiedenen Stofftheilchen zusammengesetzt, die sich in zwei Gruppen sondern lassen, in unorganisirte und organisirte. Die ersteren treten in gelöstem oder festem Zustand auf (als Albuminate, Fette, Kohlenhydrate, Wasser, Salze) und dienen als Material zur Ernährung und zum Wachsthum der Zellen, die letzteren setzen den lebenden Zellenleib (im engeren Sinne) zusammen, sie können sich durch Wachsthum und Theilung vervielfältigen und sind daher Elementartheile oder Lebenseinheiten niederer Ordnung, aus denen sich die Zelle wieder

als Einheit höherer Ordnung aufbaut. (Keimchen Darwin's. Physiologische Einheiten Spencer's, Bioblasten Altmann's, Pangene Vries', Plasome Wiesner's, Idioblasten Hertwig's, Biophoren Weismann's.)

Die Zelle jeder Organismenart besitzt ihre eigene, specifische Organisation einfacherer oder complicirterer Art und einen dementsprechenden Aufbau aus mehr oder minder zahlreichen und verschiedenartigen, organisirten Stofftheilchen.

Ein der Zelle eigenthümliches, nie fehlendes Organ ist der Kern, der ein Aggregat zahlreicher besonderer, elementarer Lebenseinheiten, Idioblasten, darstellt. Die Idioblasten unterscheiden sich in chemischer, morphologischer und functioneller Beziehung von den Lebenseinheiten des Protoplasma (Plasomen), können sich aber vielleicht durch Anlagerung anderer Stofftheilchen in dieselben umbilden, wie diese wahrscheinlich wieder durch einen ähnlichen Process die Plasmaproducte erzeugen. Der Kern ist meiner Ansicht nach der Träger des Idioplasma oder der Erbmasse, d. h. einer Substanz, welche stabiler als das Protoplasma ist und, da sie weniger den Einflüssen der Aussenwelt unterworfen ist, die Eigenart des Organismus ausdrückt[6]).

Ein mit vielen Kernen versehene Protoplasmamasse (Myxomyceten, Coeloblasten etc.) hat den Formwerth vieler Zellen (Synergiden), entsprechend der Anzahl der einzelnen Kerne.

Das Mittel, um die Continuität des Lebensprocesses zu erhalten, ist die Fähigkeit der Zelle, sich durch Theilung in zwei oder mehr gesonderte Stücke zu vervielfältigen. Der Process, der meist unter complicirten Veränderungen am Inhalt des Kerns verläuft, scheint im wesentlichen darin zu bestehen, dass in Folge von Wachsthumsprocessen mit be-

sonderer Energie begabte, elementare Lebenseinheiten der Zelle sich theilen (Centrosomen, Chromatinkörner bei der Spaltung der Kernsegmente), dass die elementaren Theilproducte sich in zwei Gruppen sondern und die Mittelpunkte abgeben, um welche herum alsdann auch eine Sonderung des übrigen Inhalts der Zelle (des Protoplasma nebst seinen Einschlüssen) erfolgt. —

Vom cellularen Standpunkt aus glaube ich mehrere Einwände gegen die hauptsächlichen Grundlagen der Weismann'schen Keimplasmatheorie erheben zu müssen. Dieselben lassen sich zur Erleichterung der Uebersicht in zwei Gruppen sondern:

1) in Einwände gegen die Hypothese einer erbungleichen Theilung;

2) in Einwände gegen die Fassung, welche Weismann seiner Determinantenlehre gegeben hat.

## Erster Abschnitt.

## I) Einwände gegen die Hypothese einer erbungleichen Theilung.

Ein Grund- und Eckstein der Weismann'schen Theorie ist die Annahme einer erbungleichen Theilung des Zellenkerns.

Vergebens wird man in den Schriften Weismann's nach Beweisen für diese fundamentale Annahme suchen; anstatt dessen wird man nur zu ihren Gunsten eine Reihe dialectischer Schlüsse vorgebracht sehen. So auf Seite 43. Weismann betrachtet das Chromatin im Kern des befruchteten Eies als diejenige Substanz, welche die Vererbung bewirkt, er bezeichnet alle aus dem Eikern durch Theilung hervorgehenden Kerne eines Organismus als seinen Chro-

matinbaum und wirft hierbei die Frage auf, ob alle diese Stückchen der Vererbungssubstanz, welche den Chromatinbaum eines Organismus zusammensetzen, unter einander gleich oder aber verschieden sind. „Es lässt sich leicht zeigen, dass das Letztere der Fall sein muss", lautet die Antwort darauf. Denn „*das Chromatin ist im Stande, der Zelle, in deren Kern es liegt, einen specifischen Charakter aufzudrücken*. Da nun die Tausende von Zellen, welche den Organismus zusammensetzen, einen sehr verschiedenen Charakter besitzen, so kann das Chromatin, welches sie beherrscht, *nicht das gleiche, es muss vielmehr in jeder Art von Zellen ein verschiedenes sein*."

Ferner auf Seite 60: „An der Thatsache selbst," nämlich der Fähigkeit des Idioplasmas, sich gesetzmässig und aus sich selbst heraus zu verändern, „kann ja kein Zweifel sein, sobald es feststeht, dass das Morphoplasma jeder Zelle vom Idioplasma des Kerns beherrscht, d. h. in seinem Charakter bestimmt wird. Die gesetzmässigen Veränderungen, welche wir an der Eizelle und ihren Theilungsproducten bei jeder Embryogenese ihren Ablauf nehmen sehen, müssen ja dann auf entsprechende, gesetzmässige Veränderungen des Idioplasmas bezogen werden."

Endlich auf Seite 269: „Die Zellen des sich furchenden Eies sind durchaus ungleich in ihrem Vererbungswerth, obgleich sie alle jugendlich embryonal und nicht selten von gleichem Aussehen sind. Daraus folgt, wie mir scheint, mit logischer Nothwendigkeit, dass die Vererbungssubstanz der Eizelle, welche sämmtliche Vererbungstendenzen der Art enthielt, dieselben nicht in toto auf die Furchungszellen überträgt. Diesen Thatsachen habe ich mit der gesetzmässigen Vertheilung der Determinanten des Keimplasmas

und des Aufgehens desselben in die Idioplasma-Stufen der ontogenetischen Zellen Rechnung getragen."

In den verschiedenen hier angeführten Sätzen handelt es sich um nichts weiter als um einen in rhetorische Formen gekleideten Trugschluss. Denn aus dem Vordersatz, dass das Chromatin dem Protoplasma der Zelle einen specifischen Charakter aufzudrücken im Stande sei, folgt noch keineswegs der Schluss, dass in zwei durch die Natur ihrer Plasmaproducte verschiedenen Zellen desswegen auch zweierlei Arten von Chromatin enthalten sein müssen. Denn es giebt hier noch andere Möglichkeiten, die zu berücksichtigen sind. Auch ist Weismann wohl bekannt, dass die logischen Erfordernisse für den Schluss nicht gegeben sind, da er auf Seite 86 selbst noch eine andere Möglichkeit in folgendem Satze erörtert: „Wollte man die Annahme machen, dass alle Determinanten des Keimplasmas sämmtlichen Zellen der Ontogenese mitgegeben würden, so müsste man die gesammte Differenzirung des Körpers auf ein gesetzmässig geregeltes Latentbleiben aller Determinanten mit Ausnahme einer bestimmten und für jede Zelle verschiedenen beziehen; eine Vorstellung, die wohl der anderen an Wahrscheinlichkeit nachsteht, dass in jede Zelle des definitiven Organismus — abgesehen von besonderen Anpassungen — nur eben die eine Determinante gelangt, welche sie zu bestimmen hat. Machen wir also diese Annahme etc."

Hier bezeichnet Weismann selbst das, was er an den vorausgegangenen Stellen als ein nothwendiges Verhältniss darzustellen versucht hat, als eine von zwei möglichen Annahmen.

Ferner giebt er nicht nur die Möglichkeit dieser zweiten Annahme zu, sondern er bedient sich derselben sogar zur

Erklärung der Fortpflanzungs- und Regenerationserscheinungen. Er lässt nämlich gewisse Zellfolgen ausser ihren activen, den jeweiligen Charakter des Protoplasma bestimmenden Anlagen auch noch zahlreiche latente Anlagen erhalten, die erst bei Gelegenheit activ werden.

Die Inconsequenz an seinem eigenen Princip entschuldigt Weismann mit der Bemerkung: dass in diesen besonderen Fällen die Mitgabe latenter Anlagen „wie er glaube, auf besonderen Anpassungen beruhe und nicht das Ursprüngliche sei, wenigstens gewiss nicht bei den höheren Thieren und Pflanzen. Weshalb sollte die Natur, die doch überall Sparsamkeit walten lässt, den Luxus treiben, sämmtliche Determinanten des Keimplasmas allen Zellen des ganzen Körpers mitzugeben, wenn eine einzige Art von ihnen genügt? Dies wird also voraussichtlich nur da geschehen sein, wo es bestimmten Zwecken dient." Wieder statt eines Beweises eine rhetorische Wendung!

Indessen ist hiermit das Dilemma, in welches wir hineingerathen sind, noch nicht zu Ende. Denn gesetzt den Fall, wir wollten uns für die Annahme entscheiden, dass aus dem verschiedenen Charakter der Zellen auch auf die Verschiedenheit ihrer Kernsubstanz geschlossen werden müsse, so sehen wir uns gleich wieder vor eine neue wichtige Entscheidung gestellt. Wird die Kernsubstanz der verschiedenen Zellen, welche von dem Kern der Eizelle durch Theilung abstammt, durch den Process der Theilung selbst ungleich, oder wird sie es erst nach der Theilung in Folge von äusseren Ursachen, welche auf die Kernsubstanz verändernd einwirken?

Weismann entscheidet sich gleich — auch wieder ohne Beibringung von Beweisen — für die erste Annahme. Denn das Chromatin, bemerkt er, „kann nicht

erst in den Zellen des fertigen Organismus verschieden werden, sondern die Verschiedenheit des die Zellen beherrschenden Chromatins muss mit der Entwickelung der Eizelle beginnen und fortschreiten, andernfalls könnten nicht die verschiedenen Theilungsproducte der Eizelle ganz verschiedene Entwickelungstendenzen enthalten. Dies ist aber der Fall.“ Weismann stellt sich „die Veränderungen des Idioplasmas derart vor, dass sie auf rein innern, d. h. in der physischen Natur des Idioplasmas liegenden Ursachen beruhen, und zwar so, dass mit jeder Qualitätsänderung des Idioplasmas auch eine Kerntheilung einhergeht, bei welcher die differenten Qualitäten sich in die beiden Spalthälften der Chromatinstäbchen auseinanderlegen.“

Dass man bei genauerer Prüfung dieses Gedankens auf erhebliche Schwierigkeiten und Widersprüche geführt wird, will ich bloss kurz andeuten. Man wird bald finden, dass dem Idioplasma von Weismann ganz entgegengesetzte Eigenschaften zugeschrieben werden, denn auf der einen Seite wird es als eine mit fester, complicirter Architektur versehene, stabile Substanz angenommen, die als Ahnenplasma durch viele Generationen unverändert von einem zum anderen Individuum übertragen wird; auf der anderen Seite wird ihm eine labile Architektur, die eine ausgiebige und fortwährende Verschiebung ihrer einzelnen Theile erlaubt, zugeschrieben, der Art, dass bei jeder Theilung eine wesentliche Umgruppirung und ungleiche Vertheilung der einzelnen Anlagen hervorgerufen wird! Dort bewirken die inneren Ursachen eine feste gegenseitige Bindung der zahlreichen Anlagen, hier wieder veranlassen

sie sie, ihre Lage und Beziehungen zu einander zu verändern und nicht nur einmal, sondern bei vielen auf einander folgenden Theilungen in gesetzmässig bestimmter, wechselnder Weise, so dass das Id eine beständig veränderte Architectur erhält. „Jedes Id jeder Stufe", heisst es, „hat seine fest ererbte Architectur, einen verwickelten, aber völlig fest bestimmten und gesetzmässigen Bau, der, vom Id des Keimplasmas ausgehend, sich in gesetzmässiger Veränderung auf die folgenden Idstufen überträgt. In der Architektur des Keimplasma-Id's sind alle Structuren der folgenden Idstufen potentia enthalten, in ihr liegt der Grund der regelrechten Vertheilung der Determinanten, d. h. der Grund für den gesammten Aufbau des Körpers von seiner Grundform an."

Leider erfahren wir aus Weismann's Hypothese gerade über die inneren, in der physischen Natur des Idioplasma liegenden Ursachen, das heisst: über die in so entgegengesetzter und wunderbarer Weise sich äussernden Kräfte, welche doch eigentlich die ganze Entwickelung bewirken, auch nicht das Geringste.

Bei dieser Sachlage erscheint es als das Beste, sich gleich an die von der Natur selbst gegebenen Erscheinungen zu wenden und zu prüfen, ob eine erbungleiche Theilung des Zellenkerns im Organismenreich vorkommt, ob Erscheinungen und Erfahrungen auf dem Gebiete der Zellenlehre vorliegen, welche sich zu Gunsten eines derartigen Theilungsmodus verwerthen lassen.

Wir prüfen 1) die Einzelligen, 2) niedere, vielzellige Organismen, 3) die Erscheinungen der Zeugung und Regeneration, 4) die Abänderung der Formbildung durch äussere Eingriffe (Heteromorphose), 5) eine Reihe physiologischer Gründe, welche dafür sprechen, dass die Zellen und Ge-

webe ausser ihren offenbaren auch noch latente Eigenschaften besitzen, welche, durch erbgleiche Theilung überliefert, der Art angehören.

### Erste Gruppe von Thatsachen.

#### Die Einzelligen.

Erbgleiche Theilung ist bei einzelligen Organismen die einzige, die vorkommt und vorkommen kann. Auf ihr beruht die Constanz der Art. Unser Glaube, dass Art nur wieder seine Art oder Gleiches nur wieder Gleiches erzeugen kann, ein Glaube, der durch das Studium der Systematik und Entwickelung der Organismen fortwährend seine Bestätigung findet, würde hinfällig, wenn es möglich wäre, dass bei einzelligen Organismen durch die Theilung die Erbmasse in zwei ungleiche Componenten zerlegt und auf die Tochterzellen ungleich übertragen würde. Denn in diesem Falle wären aus einer Art zwei neue Arten, aus einem Elter zwei Tochterzellen mit artverschiedenen Eigenschaften entstanden. Wie alle Beobachtungen lehren, werden durch die Theilung die Arteigenschaften so streng und bis in's Kleinste überliefert, dass einzellige Pilze, Algen, Infusorien auch noch im millionensten Glied ihren weitentfernten Vorfahren genau gleichen. So hat denn auch noch Niemand das Gesetz angezweifelt, und auch Weismann erkennt es an, dass bei Einzelligen nur erbgleiche Theilung stattfindet. Der Theilungsprocess als solcher erscheint bei einzelligen Organismen nie und nirgends als Mittel, um neue Arten ins Leben zu rufen. Das ist ein Fundamentalsatz des Zellenlebens, der nicht anzuzweifeln ist und als eine feste Grundlage bei der Aufstellung von Vererbungstheorien berücksichtigt werden muss.

Aus dem Satz, dass Gleiches nur Gleiches erzeugt, folgt nun aber noch keineswegs als nothwendige Folge der weitere Satz, dass Mutter- und Tochterorganismus von vornherein äusserlich genau übereinstimmen müssen. Denn die behauptete Gleichheit bezieht sich nur auf die Substanz, welche Träger der Arteigenschaften oder Erbmasse ist; ausser derselben aber besitzt ein einzelliger Organismus noch andere Substanzen, die während seines Lebens Veränderungen unterworfen sind. Manche Einzellige durchlaufen ja ebenfalls eine Stufenfolge verschiedener Entwickelungsformen, die unter Umständen erhebliche Verschiedenheiten aufweisen und sich mit derselben Nothwendigkeit wie die Entwickelungstadien höherer Thiere an einander schliessen.

Zur Veranschaulichung mögen folgende Beispiele dienen. Podophrya gemmipara, eine Acinete, sitzt im ausgebildeten Zustand mit einem langen Stiel an anderen Körpern fest und ist am entgegengesetzten Mundpol mit Saugröhren ausgestattet. Sie pflanzt sich durch Bildung mehrerer kleiner Knospen fort, die auf ihrer Oberfläche nach Art freischwimmender, hypotricher Infusorien bewimpert sind. Diese sehen durchaus dem Mutterorganismus unähnlich aus, bewegen sich eine Zeit lang als Schwärmer im Wasser fort, setzen sich später irgendwo fest und entwickeln nun einen Stiel, Tentakeln und Saugröhren, wodurch sie erst allmählich wieder die Form des Mutterthieres gewinnen.

Die Gregarinen sind grosse, in zwei Stücke, Protomerit und Deutomerit, gegliederte Zellen, mit einer oberflächlichen Cuticula und einer Lage Muskelfibrillen unter derselben. Sie encystiren sich nach vorausgegangener Conjugation und zerfallen dann unter Theilung des Kerns in zahlreiche, charakteristisch geformte Pseudonavicellen,

die sich hierauf noch in die sichelförmigen Keime theilen. Aus den ausserordentlich kleinen Keimzellen entwickeln sich allmählich wieder die so ganz anders gestalteten Gregarinenzellen.

Wenn die Eigenschaften der Art an eine Substanz gebunden sind, die als Erbmasse von dem Mutter- auf den Tochterorganismus übertragen wird, so müssen die infusorienartigen Schwärmer der Acineten und die sichelförmigen Keime der Gregarinen sie besitzen, obwohl sie vom Mutterorganismus äusserlich eine Zeit lang total verschieden sind. Denn sie wandeln sich ja wieder in eine Acinete oder Gregarine um, gleich der Form, von der sie selbst als Keime abstammen.

Diese Verhältnisse bei den Einzelligen sind ein schlagender Beweis, wie unrichtig es wäre, wenn wir aus dem verschiedenen Aussehen zweier Zellen, wie es Weismann für die vielzelligen Organismen gethan hat, die Folgerung ziehen wollten, dass in ihnen die Erbmasse oder nach unserer Hypothese die Kernsubstanz auch dementsprechend eine verschiedene sein müsse. Mit dieser Annahme würden wir uns in die grössten Widersprüche verwickeln. Denn die Voraussetzung, dass der Kern die Erbmasse sei, welche die Eigenschaften der Art überliefert, macht bei den Einzelligen auch den Schluss nothwendig, dass er auf den verschiedenen Formzuständen, welche die Zelle im Entwicklungscyclus durchläuft, mit allen Anlagen versehen bleibt, da dieselben sonst immer wieder neu erworben werden müssten. Das Wechselverhältniss zwischen Protoplasma und Kern als dem Träger der Erbmasse lässt sich daher hier nur in der Weise vorstellen, dass sich nicht alle Anlagen gleichzeitig in Wirksamkeit zu befinden brauchen, sondern

dass einzelne von ihnen zeitweise latent bleiben können.

## Zweite Gruppe von Thatsachen.

### Niedere vielzellige Organismen.

Wenn bei der Entwicklung einzelliger Organismen der Weg, auf welchem Gleiches wieder Gleiches zeugt, sich selbst in den zuletzt angeführten Fällen wenigstens überschauen lässt und uns einigermaassen verständlich erscheint, so ändert sich das Verhältniss bei den vielzelligen Organismen, die einen irgendwie höheren Grad der Differenzirung erreichen. Zwar haben wir es auch bei ihnen mit einem continuirlichen Entwicklungsprocess zu thun, indem aus der Eizelle der hoch differenzirte vielzellige Organismus, aus diesem wieder die Eizelle und sofort in unendlicher Reihe hervorgeht; aber die auf einander folgenden Glieder der Reihe sind jetzt in ihrer Erscheinung so ausserordentlich von einander verschieden geworden, dass die Frage, wie das eine in das andere Glied der Reihe sich umwandelt, und wie überhaupt die Gleichheit der Organismen, die durch das Eistadium von einander getrennt sind, durch das letztere gewahrt werden kann, eines der grössten Räthsel enthält, welches sich der Naturforschung darbietet. Hier offenbaren sich uns erst die Eigenschaften der organischen Substanz, welche die Zelle bildet, in ihrer ganzen wunderbaren Fülle, so dass unser Vorstellungsvermögen sie kaum zu fassen vermag. Hier liegt das dunkle Gebiet, in welches die verschiedenen Zeugungstheorien einen Lichtstrahl zu werfen und die Richtung zu bestimmen suchen, in welcher sich eine Erklärung werde gewinnen lassen.

Eine Brücke zur Erleichterung des Verständnisses bilden niedere, vielzellige Organismen, wie die Faden-

algen, Fadenpilze und andere niedere Formen. Bei ihnen gleichen sich die aus dem Ei oder aus der Spore durch Theilung entstandenen Zellen, welche zu einer höheren Individualität vereint bleiben, in ihren Eigenschaften und in ihrem Aussehen so vollständig, dass der erbgleiche Charakter der Theilungen bei ihnen ebenso wenig wie bei einzelligen Organismen in Zweifel gezogen werden kann. Auch wird er dadurch bewiesen, dass jede Zelle wieder zur Keimzelle werden kann.

Es giebt also ohne Frage vielzellige, oft aus vielen Tausenden von Zellen gebildete Körper (Soma), in denen jeder Theil die Eigenschaften des Eies, aus dem er durch erbgleiche Theilung abstammt, und, was damit gleichbedeutend ist, die Anlage zum Ganzen, von dem er nur ein einzelner Theil ist, besitzt.

In dieselbe Kategorie müssen natürlich auch die vielkernigen Protoplasmamassen gerechnet werden, die zuweilen eine sehr complicirte Organisation annehmen, und bei denen jeder mit einem Stück Protoplasma umhüllte Kern zur Reproduction dient. Ich meine die Myxomyceten mit ihrer eigenthümlichen Fruchtkörperbildung; die „acellulären Pflanzen“, die oft vielzelligen Arten in Blatt-, Wurzelbildung und Wachsthum so ähnlich aussehen, wie zum Beispiel Caulerpa; die vielkernigen Polythalamien und Radiolarien. Denn nach unserer Definition der Zelle entspricht eine vielkernige Protoplasmamasse potentia einem vielzelligen Organismus.

Weismann hat sich auch in dieser Frage auf einen Standpunkt gestellt, der zu eigenthümlichen Consequenzen führt. Nach seinem Erachten sind Keimzellen und Somazellen von ihrem ersten Auftreten in der Phylogenese

an scharf geschieden gewesen und sind es seitdem auch geblieben. Uebergänge zwischen beiden gebe es nirgends. Mit seiner Theorie vom Keimplasma sei es unvereinbar, wenn schon bei der phyletischen Entstehung des Soma die Somazellen Keimsubstanz als Idioplasma enthalten hätten. Die phyletische Entstehung der Somazellen beruhe ja gerade auf einer gruppenweisen Scheidung der im Keimplasma enthaltenen Determinanten. Es würde seiner Vorstellung durchaus widersprechen, wenn schon die ersten phyletisch entstandenen Somazellen ausser ihren manifesten specifischen Eigenschaften auch noch die übrigen der Art zukommenden Eigenschaften in latentem Zustande enthalten hätten.

Die Consequenz von Weismann's Auffassung führt also dahin, dass die niederen vielzelligen Organismen überhaupt keine Somazellen, überhaupt keinen Körper besitzen. Von zwei einander so nahe stehenden Formen, wie Pandorina morum und Volvox globator, welche Weismann als Beispiel für seine Ansicht aufführt, hat die letztere einen Körper, die erstere aber keinen, weil alle ihre Zellen der Fortpflanzung dienen können.

Es genügt auch, in diesem Punkt nur kurz auf den Widerstreit der Meinungen hingewiesen zu haben. Eine weitere Erörterung kann vorläufig unterbleiben. Denn die Fragen, um die es sich hier handelt, wollen nicht am einzelnen Falle, sondern principiell entschieden sein, und so empfiehlt es sich, erst noch nach weiteren Gründen Umschau zu halten, welche uns das Vorkommen erbungleicher Theilung im Organismenreich überhaupt als höchst unwahrscheinlich betrachten lassen.

### Dritte Gruppe von Thatsachen.

**Die Erscheinungen der Zeugung und der Regeneration bei Pflanzen und bei Thieren.**

Zu Gunsten des Princips der erbgleichen Zelltheilung, durch welche die Anlagesubstanz auf alle Theile des Organismus übertragen wird, lassen sich die zahlreichen Erscheinungen der Zeugung und der Regeneration in's Feld führen. Wir können uns kurz fassen, da diese Erscheinungen schon zur Genüge bekannt und besprochen worden sind.

Bei fast allen Pflanzen finden sich über den ganzen Körper Zellen und Zellengruppen verbreitet, die durch irgend eine innere oder äussere Ursache gelegentlich veranlasst werden können, zu einer Knospe zu werden und sich zu einem Spross zu entwickeln, an welchem schliesslich wieder Blüthen und Geschlechtsproducte entstehen. Es gilt dies in gleicher Weise für die oberirdischen wie für die unterirdischen Pflanzentheile, so dass im letzteren Falle sich direct aus Wurzelzellen Laubsprosse herleiten, die wieder auf geschlechtlichem Wege durch Hervorbringung von Geschlechtsproducten die Art reproduciren.

Man kann das Moospflänzchen Funaria hygrometrica zu einem feinen Brei zerhacken, und wenn man denselben auf feuchter Erde vertheilt, aus den im Zusammenhang gebliebenen, kleinen Zellgruppen sich wieder zahlreiche neue Moospflänzchen entwickeln sehen. Aus einem Weidenbaume könnte ein Experimentator durch Zerlegung desselben in kleine Stücke wieder Tausende von Weidenbäumen mit allen Charakteren der Art durch Stecklinge neu züchten, so dass in jedem kleinen Gewebsstückchen Erbmasse, die die Eigenschaften des Ganzen besitzt, enthalten sein muss.

Aus losgetrennten Blattstückchen mancher Pflanzen, wie der Begoniaceen, lassen sich Knospen ziehen, die ebenfalls zur ganzen Pflanze auszuwachsen im Stande sind.

Ein ähnliches hohes Reproductionsvermögen wie bei den Pflanzen findet sich bei vielen Coelenteraten, bei manchen Würmern und Tunicaten. Bei Hydroidpolypen und Bryozoën, an den Stolonen einer Ascidie, der Clavellina lepadiformis, kann sich bald hier, bald da eine Knospe bilden, die sich zu einem vollständigen Hydroidpolyp, einer Bryozoë, einer Ascidie umwandelt. Folglich muss in den Zellen der Knospe die Anlage zum Ganzen enthalten sein, was ja dann auch noch daraus hervorgeht, dass die durch Knospung entstandenen Individuen zur Zeit der Geschlechtsreife Geschlechtsproducte hervorbringen.

Wie man bei vielen, schon hoch organisirten Thieren und Pflanzen fast an jeder Stelle des Körpers Zellen mit dem Vermögen der Reproduction ausgestattet sieht, so ist oft auch bei ihnen das Vermögen der Regeneration ein ausserordentlich grosses. Thiere können in wunderbarer Weise verloren gegangene Theile oft von sehr complicirter Structur wieder ersetzen, wie ein Krystall, an dem man ein Stück abgebrochen hat, dasselbe ergänzt, wenn er in eine geeignete Mutterlauge gebracht wird. Eine Hydra, der man die Mundscheibe mit den Tentakeln abgeschnitten hat, eine Nais, von welcher der Kopf oder das Schwanzende abgetrennt wurde, eine Schnecke, welcher man den Fühler mit dem an seiner Spitze befindlichen Auge amputirt hat, ersetzen das Verlorene, zuweilen in kurzer Zeit, wieder. Die an der Wundstelle gelegenen Zellen gerathen in Wucherung und bilden eine Schicht oder einen Höcker von Zellen, die sich ihren Eigenschaften nach embryonalen Zellen vergleichen lassen. Aus dieser embryonalen Zellenmasse son-

dern sich dann wieder die verloren gegangenen Organe und Gewebe, bei Hydra die Mundscheibe mit ihren Tentakeln, bei Nais das Kopfende mit seinen verschiedenen Sinnesorganen und eigenthümlich angeordneten Muskelgruppen, bei der Schnecke der Fühler mit seinem hoch zusammengesetzten, aus den verschiedensten histologischen Elementen, Sehstäbchen, Pigmentzellen, Ganglienzellen, Linse etc. aufgebautem Auge.

Selbst in dem Stamm der Wirbelthiere, bei welchen gewöhnlich das Regenerationsvermögen sich nur in geringem Grade, wie in dem Ersatz kleiner Defecte bei der Wundheilung bethätigt, können Eidechsen den abgebrochenen Schwanz oder Tritonen eine amputirte Gliedmaasse wieder ersetzen. Aus einem embryonalen Knospengewebe gestalten sich also in dem einen Falle ganze Wirbelstücke mit ihren Muskeln und Bändern, ein Stück Rückenmark mit Spinalganglien und Nerven etc., in dem anderen Fall die zahlreichen, verschieden geformten Skeletstücke der Extremität mit den dazu gehörigen Muskeln und Nerven, und jedesmal geschieht dies in der für die betreffende Thierart eigenthümlichen Weise. Somit lässt sich auch wieder aus diesen Thatsachen der Regeneration der Schluss ziehen, dass die an der jedesmaligen Wundfläche gelegenen Zellen nicht nur die besondern Theileigenschaften besitzen, die sie nach ihrer ursprünglichen Stellung und Beziehung zum Ganzen auszuüben hatten, sondern auch die Eigenschaften des Ganzen, kraft deren sie zu einer Knospe werden und das verloren gegangene, complicirt gebaute und specifisch gestaltete Körperstück ersetzen können.

## Vierte Gruppe von Thatsachen.

### Die Erscheinungen der Heteromorphose[7]).

Unter allen bisher angeführten Thatsachen besitzen vielleicht die Erscheinungen der Heteromorphose die grösste Beweiskraft für die Richtigkeit unserer Auffassung und bereiten der Weismann'schen Lehre nicht zu beseitigende Schwierigkeiten.

Mit dem Worte Heteromorphose bezeichnet Loeb die Thätigkeit des Organismus, in Folge äusserer Eingriffe Organe an Körperstellen zu bilden, wo sie unter normalen Bedingungen nicht hingehören und nicht gebildet werden können, oder verloren gegangene Theile durch andere, von den verlorenen nach Form und Function verschiedene zu ersetzen. Während es sich also bei der Regeneration um die Erzeugung von Gleichartigem, handelt es sich hier um die Erzeugung von Ungleichartigem.

In der Pflanzenphysiologie sind Heteromorphosen bekannte Erscheinungen. Wenn man aus einem Weidenstengel ein kleines Stück durch zwei Schnittflächen abtrennt und als Steckling verwendet, so kann man die beiden Schnittflächen an jeder beliebigen Stelle des Zweiges anfertigen — stets werden aus der jeweiligen Basis Wurzeln hervorwachsen, welche unter normalen Bedingungen für diese Stelle des Pflanzenkörpers fremdartige Bildungen sind, während an der Spitze des Stückes Laubsprosse angelegt werden. Da man nun jede Stelle des Zweiges, je nachdem man die Schnittfläche legt, entweder zur Basis oder zur Spitze des Stecklings machen kann, ist klar bewiesen, dass an jeder kleinsten Stelle Zellgruppen vorhanden sind, die je nach den Bedingungen zu Wurzeln oder Laubsprossen werden können und demnach ausser ihren Eigenschaften,

welche ihren speciellen Charakter für den Augenblick bestimmen, auch noch Anlagen sowohl für Wurzelbildung als auch für Laubsprossenbildung, ja sogar den vollständigen Anlagecomplex einer Keimzelle enthalten müssen, da ja die Sprossen später auch Geschlechtsproducte erzeugen können.

An den flächenartig ausgebreiteten, noch in Entwicklung begriffenen Prothallien von Farnen entstehen Wurzeln, Antheridien und Archegonien unter normalen Bedingungen auf der unteren, von dem Licht abgewandten Seite. Hier kann der Experimentator die genannten drei Organe zwingen, auf der entgegengesetzten Seite zu entstehen, wenn er unter geeigneten Vorkehrungen die normale untere Seite kräftig beleuchtet, dagegen die obere beschattet.

Eine der interessantesten Heteromorphosen sind die Gallenbildungen, die durch die Eiablage von gewissen Insecten oder durch den von Blattläusen ausgeübten Reiz an jungen Pflanzentheilen hervorgerufen werden. Unter den abnormen Reizen treten lebhafte Zellwucherungen ein und bilden Organe, die eine ganz bestimmte Form und complicirte Structur besitzen. Und diese Organe fallen wieder sehr verschiedenartig aus, je nach dem specifischen Reiz, der sie hervorgerufen hat, und je nach der specifischen Substanz, welche auf den Reiz durch Gallenbildung reagirt hat, „so dass durch verschiedene Insecten auf derselben Pflanze ganz verschiedene Gallen entstehen“ und dass sich die Gallen verschiedener Pflanzen systematisch von einander unterscheiden lassen.

Schon Blumenbach hat die Gallen gegen die Präformationstheorie verwerthet als Bildungen, die durch Epigenese entstanden, nicht der Anlage nach schon im Keim vorhanden gewesen sein können. Auch für uns sind sie werthvolle Zeugnisse gegen die Keimplasmatheorie von

Weismann. Sie lehren uns, dass Zellen des Pflanzenkörpers ganz andern Zwecken, als im Entwicklungsverlauf vorgesehen sein konnte, dienen und sich den neuen Bedingungen in ihrer Form anpassen können, dass sie nicht durch besondere Determinanten im Kerne, sondern durch äussere Reize zu specifischer Formbildung determinirt werden.

Ausserdem aber bieten uns die Gallen auch noch ein zweites lehrreiches Beispiel für Heteromorphose dar.

Selbst dem unter pathologischen Verhältnissen zu einer Galle gewordenen Pflanzengewebe eines Blattes wohnt noch die Fähigkeit inne, Wurzeln zu bilden. Gallen von Salix purpurea treiben, wie Beyerinck gezeigt hat, wenn sie in feuchter Erde vergraben werden, Würzelchen, die mit den normalen jungen Wurzeln der betreffenden Weidenart identisch sind. Da nun Wurzeln aller holzigen Gewächse zur Bildung von Adventivknospen befähigt sind, hält es de Vries für sehr wahrscheinlich, dass man aus der Galle eine ganze Weidenpflanze erziehen könne. Damit wäre bewiesen, dass selbst in der Galle die sämmtlichen erblichen Eigenschaften der Weide latent erhalten sind.

Heteromorphosen sind auch bei niederen Thieren durch Loeb auf experimentellem Wege hervorgerufen worden, so unter Anderem bei Tubularia, bei Cerianthus, bei Cione intestinalis.

Wenn man bei dem Hydroidpolypen Tubularia mesembryanthemum, an dem man Stamm, Wurzel und Polypenköpfchen unterscheiden kann, das Köpfchen abschneidet, so wird von der Wundfläche in wenigen Tagen ein neues gebildet. Diese Erscheinung fällt noch unter den Begriff der Regeneration. Dagegen kann man eine Heteromorphose hervorrufen, wenn man das Experiment in folgender Weise modificirt. Man schneidet vom Stamm das Wurzel- und

das Kopfende zugleich ab. Wenn man dann das so erhaltene Bruchstück umdreht und es mit dem Ende, welches das Polypenköpfchen trug, in dem Sande des Aquariums befestigt, so entsteht jetzt an dem ursprünglich aboralen Pol in wenigen Tagen ein Polyp; wenn man dagegen das Bruchstück frei und horizontal im Wasser aufhängt, bilden sich an beiden Enden Polypen aus.

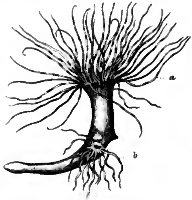


Fig. 1. Cerianthus membranaceus, bei welchem sich in Folge eines Einschnittes eine zweite Mundöffnung angelegt hat. Nach Loeb.

Bei einem Cerianthus membranaceus (Fig. 1), dem unterhalb des Mundes die Körperwand durch einen Schnitt geöffnet wird, knospen an dem nach abwärts gekehrten Rand der Schnittöffnung, sofern sie der Experimentator am Zuwachsen verhindert, äussere und innere Tentakeln in grösserer Zahl hervor; auch eine Mundscheibe legt sich an. Man hat so auf künstlichem Wege ein Thier mit zwei Mundenden oder zwei Köpfen erzeugt; auch kann man in derselben Weise Thiere mit drei und mehr über einander gelegenen Köpfen herstellen.

Das an dritter Stelle angeführte Thier, bei welchem es gelang, Heteromorphosen hervorzurufen, ist eine solitäre Ascidie, Cione intestinalis, und ist daher schon durch einen höheren Grad von Organisation ausgezeichnet. Bei der Cione ist der Rand ihrer Mundöffnung und ebenso ihrer Cloake mit zahlreichen, einfach gebauten Augenflecken ver-

sehen. Als nun Loeb in einiger Entfernung entweder von der Mund- oder von der Auswurfsröhre neue Schnittöffnungen anlegte (Fig. 2), bildeten sich an den Schnitträndern nach einiger Zeit Ocellen aus; dann wuchs die künstlich erzeugte Mundöffnung (a) nach aussen zu einer Röhre hervor, die meist die normale Röhre noch an Länge übertraf. „Macht man gleichzeitig bei demselben Thiere an verschiedenen Stellen Einschnitte, so können gleichzeitig mehrere neue Röhren entstehen."



Fig. 2. Cione intestinalis, bei welcher in der Umgebung eines Einschnittes (a) Augenflecke wie am Mundrand entstanden sind. Nach Loeb.

In allen drei Fällen lässt sich die Schnittfläche, an welcher bei Tubularia ein Polypenköpfchen, bei Cerianthus Tentakeln, bei Cione Ocellen ihren Ursprung nehmen, an den verschiedensten Stellen des Körpers und in den verschiedensten Richtungen anlegen. Damit ist wieder bewiesen, dass an den meisten Stellen des Körpers Zellgruppen vorkommen, welche so complicirte Organe in der für die betreffende Art typischen Weise auch am unrechten Ort hervorzubringen im Stande sind.

Aus den Erscheinungen der Heteromorphose bei Pflanzen und Thieren, für welche sich die Beispiele noch leicht vervielfältigen liessen, ergiebt sich wieder die Lehre, dass den Zellen und Geweben ausser den Eigenschaften, die sie nach ihrer normalen Stellung im Organismus bethätigen, auch noch zahlreiche andere, latente Eigenschaften zukommen, die, durch äussere Eingriffe geweckt, sich durch atypische Organ-

bildung am fremdartigen Ort zu erkennen geben. Da aber, abgesehen vom fremdartigen Ort, die neuerzeugten Organe doch stets im Charakter der Art verharren, so spricht dies auch für unsere Lehre, dass alle Zellen des Organismus in Folge erbgleicher Theilung die Eigenschaften oder Anlagen zum Ganzen enthalten. Dagegen fallen die Heteromorphosen schwer in's Gewicht zu Ungunsten der Determinantenlehre. Denn unmöglich kann in der Architektur des Keimplasmas von vornherein für ganz willkürliche Eingriffe, die so ganz ausserhalb des natürlichen Entwicklungsverlaufes liegen, durch besondere Determinanten gesorgt sein.

Dem Begriff der Heteromorphose lässt sich leicht noch eine etwas weitere Fassung, als es von Loeb geschehen ist, geben, wenn man auch Erscheinungen hinzurechnet, welche durch Eingriffe in die allerersten Entwicklungsstadien des Eies experimentell erzeugt werden können. Ich meine die Experimente von Driesch, Wilson und mir, durch welche schon die ersten Embryonalzellen gezwungen werden können, sich zu anderen Stücken des Embryo auszubilden, als es beim normalen Entwicklungsverlauf der Fall gewesen sein würde. In diesen Fällen fängt die Heteromorphose gewissermaassen gleich mit den ersten Furchungsstadien an.

Driesch hat befruchtete Echinodermeneier in sinnreicher Weise zwischen Glasplatten allmählich abgeplattet und dadurch bewirkt, dass die ersten sechzehn Zellen nicht, wie es normal geschieht, durch vertikale und horizontale Theilebenen, die in wechselnder Folge auftreten, sondern

nur durch verticale Theilebenen von einander getrennt werden. In der einschichtigen Zellenplatte haben die Kerne der einzelnen Embryonalzellen natürlich eine ganz andere Lage zu einander eingenommen, als es bei normaler Entwicklung der Fall ist. Da trotzdem normale Plutei aus so behandelten Eiern gezüchtet werden konnten, zieht Driesch den zutreffenden Schluss, dass die Furchungskugeln der Echiniden als ein gleichartiges Zellenmaterial anzusehen sind, welches man in beliebiger Weise, wie einen Haufen Kugeln, durch einander werfen kann, ohne dass seine normale Entwicklungsfähigkeit darunter im mindesten leidet. Eine solche Vertauschung ist ohne Schaden für das Entwicklungsproduct selbstverständlicher Weise nur dann möglich, wenn ein Kern dem andern in seinen Eigenschaften gleicht, das heisst, wenn alle Kerne durch erbgleiche Theilung vom Furchungskern abstammen.

Mit Recht hält daher Driesch diese Experimente mit der Theorie von Weismann für unvereinbar, indem er bemerkt: „Man bedenke, welch' eine Menge „Hilfsannahmen", welche verschiedenen Combinationen von „Nebendeterminanten" nöthig werden, wenn man Angesichts der Thatsache, dass jeder Kern jeden Platz im Ganzen einnehmen kann, den Specificationscharakter der ersten Entwicklung aufrecht erhalten will."

Aehnliche Experimente habe ich am Froschei angestellt. Dieselben sind in doppelter Beziehung von besonderem Interesse, einmal weil das Froschei polar differenzirt ist und dadurch im Raum eine feste Orientirung besitzt, zweitens aber auch deswegen, weil gerade dieses Object von Weismann und Roux als Beweis für ihre Ansicht, dass durch die ersten Furchungen Kerne von verschiedenen Qualitäten gebildet würden, angeführt worden ist.

So bemerkt Weismann: „Die Erfahrung, dass bei bilateral gebauten Thieren die entsprechenden Theile der rechten und der linken Körperhälfte unabhängig von einander variiren können, lässt schliessen, dass alle Determinanten hier doppelt im Keimplasma vorhanden sind. Erwägen wir weiter, dass bei vielen solcher Thiere, z. B. beim Frosch, die Theilung der Eizelle in die beiden ersten Embryonalzellen die Scheidung der rechten und linken Körperhälfte bedeutet, so müssen wir schliessen, dass das Keimplasma-Id selbst schon einen bilateralen Bau besitzt und sich bei der ersten Theilung in die Determinanten für die rechte und die linke Körperhälfte spaltet. Wir dürfen darin eine weitere Bestätigung unserer Ansicht von der festen Architektur des Keimplasmas finden."

Auf Experimente am Froschei hat Roux seine Mosaiktheorie[8]) begründet, nach welcher jede der beiden ersten Furchungskugeln nicht nur das Bildungsmaterial für die linke und rechte Hälfte des Embryo, sondern auch die differenzirenden und gestaltenden Kräfte dazu enthält, so dass bei Zerstörung einer Zelle sich aus der anderen nur die halbe Seite eines Embryos (ein Hemiembryo lateralis) entwickeln kann. Auch Roux lässt bei der Furchung des Froscheies das Kernmaterial in qualitativ ungleiche Stücke zerlegt werden, durch welche dann die Entwicklung der betreffenden Zellen ungleich bestimmt, d. h. in besonderer Weise specificirt wird.

Das Irrthümliche in diesen Anschauungen von Weismann und von Roux ist durch Versuche erwiesen, die von mir in mehrfach variirter Weise vorgenommen wurden. Froscheier wurden während der Furchung entweder zwischen parallelen, horizontal gelagerten oder zwischen vertical gestellten Glasplatten zu einer Scheibe zusammengepresst. Im

ersten Falle wurden sie dorsal-ventral, d. h. in der Richtung vom animalen nach dem vegetativen Pol, im zweiten Fall senkrecht zu dieser Richtung, also seitlich abgeplattet. Dadurch wurde in jedem Fall ein durchaus abweichender Verlauf des Furchungsprocesses und eine andersartige Vertheilung der Kerne im Dotter künstlich hervorgerufen.

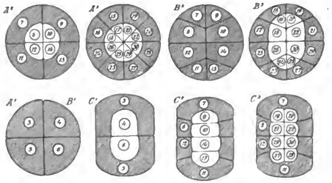


Fig. 3. Schemata von Froscheiern, welche zeigen, wie das Kernmaterial bei Abänderung des Furchungsprocesses verlagert wird. Die mit gleichen Zahlen benannten Kerne sind in den einzelnen Schemata immer gleicher Herkunft. Alle Eier sind vom animalen Pol aus gesehen. A. normal entwickelte Eier, B. zwischen horizontalen Platten gepresste Eier, C. zwischen verticalen Platten gepresste Eier.

Um die Verhältnisse dem Leser recht anschaulich zu machen, sollen die drei Schemata A, B, C (Fig. 3) dienen, von welchen A über die Vertheilung der Kernsubstanz bei normal gefurchten Eiern Aufschluss giebt, B bei Eiern, die zwischen parallelen, horizontal gelagerten Platten gepresst sind, und C bei Eiern, die eine Pressung zwischen vertical gestellten Glasplatten erfahren haben. Die Schemata zeigen uns die Lage der Furchungszellen und ihrer Kerne bei Betrachtung des Eies vom animalen Pol aus. Auf den Stadien, wo durch die Theilung zwei über einander ge-

legene Zellschichten gebildet worden sind, ist die tiefer gelegene von der anderen durch Schraffirung kenntlich gemacht worden. In den drei Schemata haben die Kerne Zahlen erhalten, damit der Leser sofort weiss, in welcher Reihenfolge sie von den Kernen der beiden ersten Furchungszellen abstammen. Es wird dies durch folgende zwei Stammbäume ausgedrückt:

1 | 2
3 4 | 5 6
7 8 9 10 | 11 12 13 14
15 16 17 18 19 20 21 22 | 23 24 25 26 27 28 29 30

In den drei Schemata sind also die gleich bezifferten Kerne sowohl von gleicher Abstammung, als auch nach der Roux-Weismann'schen Hypothese von gleicher Qualität, während die Kerne mit ungleichen Zahlen in ihren Eigenschaften von einander abweichen.

Sehen wir nun, wie die Kerne bei den drei verschiedenen, zum Theil experimentell erzeugten Arten des Furchungsprocesses im Eiraum vertheilt werden.

Im ersten Theilungscyclus gleichen sich die Kerne in allen Fällen; beim zweiten Cyklus tritt der erste Unterschied auf: bei $A^1$ und $B^1$ liegen die Kerne 3 und 5 nach links, 4 und 6 nach rechts von der zweiten Theilungsebene, welche nach Roux's Hypothese der Medianebene des späteren Embryo entsprechen würde, bei $C^1$ dagegen sind sie in zwei Schichten über einander gelagert, 4 und 6 dorsal, 3 und 5 ventral.

Im dritten Cyklus ist in keinem Falle mehr eine Uebereinstimmung in der Lage der Kerne vorhanden.

Im Schema $A^2$ und $B^2$ sind zwar die Kerne noch in gleicher Weise nach links und rechts von der Medianebene vertheilt, aber dort liegen sie in doppelter Schicht über-,

hier in einfacher Schicht hinter einander. Die Kerne 8, 10, 12, 14, welche in $A^2$ der oberen Lage angehören, nehmen in $B^2$ die Mitte der einschichtigen Scheibe ein und haben die in A ventral gelegenen Kerne 7 und 9, 11 und 13 nach entgegengesetzten Enden nach den Kanten der Scheibe aus einander gedrängt.

In Schema $C^2$ endlich ist auch auf dem dritten Theilstadium noch keine Medianebene entstanden; es liegen die Kerne 9, 10, 14, 13, die in $A^2$ und $B^2$ der rechten Körperseite angehören, in der dorsalen Zellschicht und die Kerne 7, 8, 12, 11 ventralwärts. Im vierten Theilungscyklus ist das Kernmaterial, wie eine Vergleichung der Figuren $A^3$—$C^3$ lehrt, im Eiraum noch mehr durcheinander gewürfelt.

Während im normal geformten und gelagerten Ei die Vervielfältigung und Vertheilung der Kernsubstanz in nahezu identischer, typischer Weise erfolgt, genügt schon die blosse Abänderung der Kugelform zum Cylinder oder zur Scheibe, um eine vollständige Andersvertheilung hervorzurufen, wenn wir die Kerne auf Grund ihres Stammbaumes mit einander vergleichen. Je nach dieser oder jener Art des Furchungsverlaufes werden sie bald mit diesem, bald mit jenem Raumtheil der Dottersubstanz in Verbindung gebracht und zu einem Zellindividuum abgesondert.

Daher konnte ich wohl mit Recht in meiner Abhandlung sagen: „Wenn nun wirklich die Kerne durch den Furchungsprocess nach der Lehre von Roux und Weismann mit verschiedenen Qualitäten ausgestattet würden, wodurch die sie hergenden Dotterstücke von vornherein zu einem bestimmten Stücke des Embryos zu werden gezwungen wären, was für absonderliche Missbildungen müssten dann aus den Eiern mit dem in verschiedenster Weise „durcheinander gewürfeltem“ Kernmaterial entstehen? Da dies

aber nicht der Fall ist, so ist damit für uns die gänzliche Unhaltbarkeit dieser Lehre bewiesen."

Nicht minder geschieht dies durch die hoch interessanten Theilversuche von Driesch und Wilson. Beide isolirten durch Schütteln die beiden ersten oder die vier ersten Furchungszellen von sich theilenden Eiern des Seeigels und des Amphioxus und züchteten sie getrennt weiter.

Driesch erhielt so aus einer Theilhälfte des Seeigeleies eine normale Gastrula und einen normalen Pluteus, nur von halber Grösse.

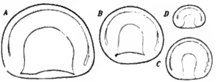



Fig. 4. Normale und Theilgastrulae von Amphioxus nach Wilson. 1) aus dem ganzen Ei, 2) aus einer einzigen künstlich isolirten Zelle des zweigetheilten, 3) des viergetheilten, 4) des achtgetheilten Eies gezüchtete Gastrula.

Noch interessantere, weil einem hoch organisirten Thier angehörende Theillarven stellte Wilson durch seine an Amphioxuseiern vorgenommenen Schüttelversuche dar, unversehrte Gastrulae (Fig. 4) und Embryonen mit Chorda und Nervenrohr, die, jenachdem sie aus einer isolirten Zelle des zwei-, vier- oder achtgetheilten Eies gewonnen waren, nur die halbe (B), Viertel- (C) oder Achtel-Grösse (D) des entsprechenden normalen Stadiums (A) aufwiesen.

Hieran schliessen sich die von Chabry und mir angestellten Experimente, in denen eine der beiden ersten Furchungszellen durch Anstechen aus dem Entwicklungsprocess ausgeschieden wurde. Bei den Ascidien (Chabry) und beim Frosch enstanden trotz der Zerstörung eines Theils

aus dem überlebenden Rest auf directem Wege leidlich normale, mit Chorda und Nervenplatte ausgestattete Embryonen, die beim Frosch an untergeordneten Körperstellen (Bauchfläche, hinteres Ende), wohin die nicht entwickelte Dottermasse zu liegen kam, einen Defect aufwiesen.

Alle diese Versuche lehren wieder in unzweideutiger Weise, dass von den zwei (resp. vier) ersten Theilstücken ein jedes sich in seinem entwicklungsmechanischen Vermögen ganz verschieden verhalten kann, je nachdem es sich mit den anderen zu einem Ganzen verbunden oder getrennt für sich allein entwickelt. Im ersteren Fall trägt es nur zur Bildung eines halben (resp. vierten) Theils des embryonalen Körpers bei, im anderen Fall erzeugt es aus sich allein das Ganze. Von den ersten Furchungszellen ist also eine jede ihrem innern Wesen nach Theil und Ganzes zugleich und kann je nach den Umständen bald in dieser, bald in jener Weise erscheinen.

Durch diese Experimente wird nun freilich Weismann, auch wenn er ihre Richtigkeit zugiebt, seine Theorie des Keimplasmas und die Auseinanderlegung der Erbmasse wahrscheinlich noch nicht für widerlegt halten, sondern er wird eine Hilfsannahme machen, und diese kann im Geiste seiner Theorie keine andere als folgende sein: Eine jede der ersten Furchungszellen hat ausser ihrem schon specificirten, den normalen Entwicklungsverlauf beherrschenden Theil der Erbmasse noch ausserdem einen Rest unzerlegter Erbmasse als Nebenidioplasma für unvorhergesehene Fälle mit auf den Weg bekommen; dieses übernimmt die Herrschaft, wenn sich der in Folge des Eingriffs abgetrennte Theil zum Ganzen entwickelt.

Mit einer solchen Annahme ist aber noch wenig genützt,

wenn sie nur für die ersten Furchungszellen gelten soll. Denn wie ich durch Compression des Froscheies gezeigt habe, kann die Richtung der Urmundnaht, die mit der Hauptaxe des embryonalen Körpers zusammenfällt, eine sehr verschiedene Stellung zur Richtung der ersten Theilebene einnehmen, bald mit ihr zusammenfallen, bald sie unter einem rechten, bald einem spitzen Winkel schneiden. Es leuchtet von selbst ein, dass in jedem dieser Fälle die embryonalen Zellen in anderer Weise zur Bildung der einzelnen Körperregionen beitragen, und dass sie mithin von vornherein zu verschiedenen Rollen befähigt sein müssen.

Das Gleiche lehrt die Entwicklungsgeschichte der Doppelmissbildungen, welche so häufig bei Fischeiern, etwas seltener bei Hühnereiern beobachtet werden. Aus Ursachen, die sich noch unserer Kenntniss entziehen, entstehen anstatt einer zwei Gastrulaeinstülpungen an zwei getrennten Stellen der Keimblase (Randzone der Keimscheibe meroblastischer Eier). Je nach der Lage dieser zwei Einstülpungen, die gleichsam als die Krystallisationspunkte für die weitere Embryobildung bezeichnet werden können, werden jetzt die Embryonalzellen der Keimscheibe in den Entwicklungsprocess hineingezogen, in genauer bestimmte Lagen zu einander gebracht und zur Organbildung benutzt. Im Anschlufs an eine doppelte Gastrulaeinstülpung entstehen dann zum Beispiel anstatt zweier vier Ohrbläschen, vier Augenbläschen, vier Geruchsgrübchen etc. aus Zellgruppen, die durch ihre Lage zu den Orten der ersten Einstülpung bestimmt werden.

Ich habe noch verschiedene andere Experimente angestellt, um den normalen Verlauf der Entwicklung zu stören, und dadurch gleichlautende Ergebnisse gewonnen.

Als ich frisch befruchtete Froscheier zwischen parallelen, horizontal gestellten Glasplatten stark comprimirte und

darauf umkehrte, so dass ihr vegetativer Pol nach oben zu liegen kam, entwickelten sie sich zwar der Schwere entgegen weiter, bildeten sich aber zu abnormen, ganz asymmetrischen Embryonen aus. Als ich ferner Tritoneier auf dem Stadium der Zweitheilung der ersten Theilebene entsprechend mit einem Cocconfaden einschnürte, so dass sie die Form einer Sanduhr annahmen, lieferten sie (wahrscheinlich je nach dem Grad der Einschnürung) sehr verschieden geformte Larven. Einige waren sehr langgestreckt und so entwickelt, dass der Cocconfaden die Mitte des Rückenmarks einschnürte. Bei anderen Eiern waren die Rückenorgane nur aus der einen Hälfte des sanduhrförmigen Körpers entstanden, während die andere Hälfte zur Bauchfläche geworden war. Die Rückenorgane (Nervenrohr, Chorda) waren in diesen Fällen wie ein Sprenkel zusammengekrümmt, indem sich Kopf- und Schwanzende, Mund- und Afteranlage an der Einschnürungsstelle fast berührten.

In beiden Fällen, sowohl bei den am Frosch- als bei den am Tritonei angestellten Experimenten ist das Zellenmaterial, das aus dem Furchungsprocess hervorgegangen war, jedenfalls wieder in ganz anderer Weise für die Embryonalbildung verwendet worden, als bei der normalen Entwicklung.

Zum Schluss noch ein sehr beweisendes Beispiel. Bei der oben erwähnten Entwicklung der Froscheier ihrer Schwere entgegen kommt es zuweilen vor, dass sich eine Urmundlippe nach aussen weit umschlägt. Dies hat zur Folge, dass sich die Urmundnaht zwischen dem normalen Urmundrand der einen Seite und dem Umschlagrand der entgegengesetzten Lippe ausbildet. Wenn es darauf zur Differenzirung von Chorda und Medullarplatte kommt, geschieht dieselbe unter diesen Umständen an einem ganz anderen Zellenmaterial als in dem Fall, dass der abnorme Umschlag der Lippe nicht erfolgt wäre[9]).

In allen diesen Beispielen muss Weismann seine Hilfsannahme, dass den Kernen noch Neben-Idioplasma zugetheilt sei, nicht auf die allerersten Furchungszellen beschränken, sondern er muss sie auf die vielen Tausende von Embryonalzellen ausdehnen, die zur Zeit, wo Nervenrohr und Chorda angelegt werden, schon durch Theilung entstanden sind. Denn sie alle sind nachgewiesener Maassen für verschiedene Entwicklungsrichtungen eingestellt, wie ihr Verhalten unter den willkürlich abgeänderten Verhältnissen lehrt.

### Fünfte Gruppe von Thatsachen.

### Die Erscheinungen der vegetativen Affinität[10]).

Auch von allgemein physiologischen Gesichtspunkten aus lässt sich für den Standpunkt, dass alle Zellen eines Organismus der Art nach gleich und nur durch besondere Entwicklung einer Eigenschaft von einander verschieden sind, gar Mancherlei anführen.

Von vornherein sind freilich gewiss viele Forscher geneigt, sich durch den Augenschein bei histologischen Untersuchungen zu der Annahme verleiten zu lassen, dass die sichtbaren, der mikroskopischen Untersuchung zugänglichen Eigenschaften der Gewebe ihre einzigen oder wenigstens ihre hauptsächlichsten seien. Sind ja doch eine Sehne, ein Nerv, ein Knochen- und Knorpelstück eines Hundes und eines Pferdes möglicher Weise bei histologischer Untersuchung nicht zu unterscheiden; auch nach ihren specifischen Leistungen für den Organismus würden sich die entsprechenden Theile der beiden Säugethierarten gegen einander austauschen uud wechselseitig ersetzen lassen müssen. Eine entsprechend grosse Sehne des Hundes mit einem Muskel des Pferdes vereinigt, würde den Zug vom

Muskel auf den Knochen ebenso gut übertragen und somit einen Ersatz für die mechanische Leistung der Pferdesehne bilden können, und ebenso ein Knochen-, ein Knorpel- und ein Nervenstück.

In der That hat die Meinung, dass Gewebstheile verschiedener Thierarten zum Ersatz für einander dienen könnten, in der Wissenschaft, namentlich in der Heilkunde, vielfach bestanden; auch glaube ich, dass heutzutage die Ansichten über diesen Punkt noch nicht recht geklärt sind. Die erwähnte irrthümliche Meinung konnte bestehen, weil man sich gewöhnlich darüber nicht klar ist, dass jedem Gewebe, jedem Organtheil, jeder Zelle ausser ihren wahrnehmbaren noch viel zahlreichere, uns nicht sichtbare Eigenschaften zukommen, und zwar Eigenschaften, die ihnen als Theile eines bestimmten Organismus eigenthümlich sind, und die wir im Gegensatz zu den uns sichtbaren specifischen Gewebseigenschaften, auf Grund deren wir im histologischen System die Eintheilungen vornehmen, als constitutionelle oder Arteigenschaften bezeichnen können.

Der Sachverhalt ist bei den Gewebszellen wahrscheinlich ein ähnlicher wie bei den Geschlechtsproducten. Nach ihren histologischen Eigenschaften sind einerseits die Eier, andererseits die Samenfäden der verschiedenen Säugethiere einander ausserordentlich ähnlich und in vielen Fällen für uns gar nicht unterscheidbar; als Träger der Artcharaktere aber, die in diesem Zustand für uns nicht wahrnehmbar sind, müssen sie, worüber ein Zweifel nicht bestehen wird, so weit wie Art von Art von einander verschieden sein. Bei den Geschlechtsproducten belehrt uns über ihre Arteigen-

schaften die Erfahrung, dass aus jeder Eiart sich stets nur dieselbe Organismenart entwickeln kann. Dass auch die Gewebe und Organtheile ausser ihren sichtbaren, histologischen noch allgemeinere Eigenschaften haben, die ihnen mit anders specificirten Geweben desselben Organismus gemeinsam sind, tritt nicht in so offenkundiger Weise zu Tage, doch lässt sich ihr Vorhandensein wenigstens theilweise erschliessen aus den Erfahrungen, welche die Botaniker durch die Methode des Pfropfens bei Pflanzen und die Physiologen und Chirurgen am thierischen Körper durch Transplantation und Transfusion gewonnen haben.

Bei den Pflanzen kann man leicht einen abgetrennten Theil, das Reis, von einem Individuum auf ein anderes derselben Art, auf den Grundstock oder die Unterlage, transplantiren und mit ihm zu einer festen, dauerhaften Vereinigung bringen. Am Reis und an der Unterlage verwachsen nach kurzer Zeit die entsprechenden Gewebe mit einander ohne jede Störung. Aus zwei verschiedenen Individuen ist so ein einheitlich functionirender Organismus auf künstlichem Wege hervorgerufen worden.

Man könnte nun wohl von vornherein erwarten, dass Reis und Unterlage, welche zwei so ähnliche Arten wie zum Beispiel dem Birn- und Apfelbaum angehören, sich ebenfalls verbinden müssten, wenn sie nur so ausgewählt sind, dass sie nach Form, geweblicher Structur etc. auf einander passen. Das ist aber keineswegs der Fall. Auf das äusserliche Zusammenpassen der Theile kommt es beim Pfropfen gar nicht so genau an, viel wichtiger sind die inneren Verwandtschaften der Theile, sind die Arteigenschaften der Zellen, die als solche für uns nicht erkennbar sind. Während bei Individuen derselben Art sich zwei

Stücke vereinigen lassen, auch wenn sie in abnorme Stellungen zu einander gebracht werden, oder wenn sie nicht zusammengehören, wie Wurzel und Blatt, bleibt der Erfolg beim Fehlen der inneren Verwandtschaft aus.

Im Allgemeinen wird die innere Verwandtschaft, die man auch als vegetative Affinität bezeichnen kann, in ähnlicher Weise wie die sexuelle Affinität, durch den Grad der systematischen Verwandtschaft bestimmt. Wie es scheint, kehren hier ähnliche Beziehungen wieder, wie bei der Verbindung der Geschlechtsproducte verschiedener Varietäten und Arten durch Bastardbefruchtung. In beiden Fällen ist auf ein Gelingen der Verbindung um so eher zu rechnen, je näher sich die zu verbindenden Arten im natürlichen System stehen.

Doch giebt es sowohl bei der Pfropfung als bei der Bastardbefruchtung unerwartete Ausnahmen von dieser Regel, aus welcher Nägeli schliesst, dass die äusseren unterscheidbaren Merkmale nicht immer der richtige Ausdruck für die inneren, constitutionellen Verschiedenheiten sind. Oft lassen sich im System nahestehende, sehr ähnlich aussehende Arten nicht verbinden, während eine Vereinigung zwischen mehr verschieden aussehenden Individuen zweier Gattungen oder sogar zweier Familien gelingt. Oder mit anderen Worten: die äusseren Merkmale sind kein ganz zuverlässiger Maassstab für den Grad sowohl der vegetativen als auch der sexuellen Affinität, der zwischen zwei Arten besteht.

Als Beispiel hierfür führt Vöchting in seinem Werk über Transplantation am Pflanzenkörper die Rassen des Birnbaums an, die sich mit dem derselben Gattung angehörenden und nahe verwandten Apfelbaum nur schwer durch Pfropfung vereinigen lassen, während die meisten

auf der Quitte vortrefflich gedeihen, obschon diese einer verschiedenen Gattung entstammt. In diesem Fall wird übrigens auch zwischen ihren Geschlechtsproducten die sexuelle Affinität vermisst. Denn Apfel- und Birnbaum lassen sich gleichfalls nicht unter einander bastardiren.

Es ist mir wahrscheinlich, obwohl ein exacter Beweis zur Zeit nach dem vorliegenden Thatsachenmaterial noch nicht zu führen ist, dass sexuelle und vegetative Affinität oder die Verwandtschaft zwischen Ei und Pollen zweier Arten und die Verwandtschaft zwischen Reis und Grundstock auf ein- und denselben Grundeigenschaften des Elementarorganismus, der Zelle, beruhen.

Vöchting unterscheidet die Verbindungen von Reis nnd Grundstock, jenachdem es zur Entstehung einer einheitlich functionirenden Individualität kommt oder nicht, als harmonische und als disharmonische. Die letzteren lassen verschiedene Abstufungen erkennen, die für uns ebenfalls von Interesse sind. Während gewöhnlich die nicht zu einander passenden Pflanzentheile sich von vornherein gegenseitig abstossen, so dass es zu keiner Verwachsung kommt und das Reis rasch zu Grunde geht, gelegentlich auch ein Stück des Grundstocks, gleichsam vom Reis vergiftet, abstirbt, tritt in anderen Fällen die Disharmonie in weniger schroffer Weise auf. Reis und Grundstock beginnen unter einander zu verwachsen, nach kürzerer oder längerer Zeit aber treten Störungen ein, die zum allmählichen Zerfall führen. Die Störungen bestehen, zum Beispiel bei krautigen Pflanzen (Vöchting), darin, dass das Reis an seiner Basis Wurzeln zu bilden beginnt, die gelegentlich auch in die Unterlage selbst hineinwachsen. Das Reis benntzt also die durch die Unterlage herbei-

geschafften Säfte und Salze zu seiner Ernährung, will sich aber selbst mit ihr nicht zu einer geschlossenen Lebenseinheit verbinden; denn wie Vöchting mit Recht bemerkt, bedeutet die Wurzelbildung nichts Anderes als das Streben, sich zu einem selbständigen Individuum abzurunden. Anstatt zu einem dem Grundstock eingeordneten Theil zu werden, macht das Reis den Versuch, sich zu einem Parasiten desselben umzugestalten. Die weitere Folge ist, dass auch der Grundstock öfters auf den sich ihm nicht anpassenden Fremdling zu reagiren beginnt. So sah Vöchting, als er Rhipsalis paradoxa auf Opuntia Labouretiana aufpfropfte, dass um die Wurzeln der ersteren das Gewebe des Grundstocks theils Korkscheiden herumgebildet und theils sich zu einer gallertigen Masse umgewandelt hatte.

In manchen Fällen hat der Experimentator die Disharmonie zweier Arten A und B in der Weise überwinden können, dass er sich einer dritten Art C bediente, welche zu den unter einander disharmonischen Formen eine vegetative Affinität besass. Er schob dieselbe als Mittelglied zwischen die beiden disharmonischen Formen ein und stellte so einen aus Stücken dreier verschiedener Arten zusammengesetzten, einheitlichen Organismus dar, in welchem auf A als Grundstock ein Reis von C und auf dieses wieder ein Reis von B aufgepfropft war.

Auch in Bezug auf die verschiedenartigen Abstufungen der Disharmonie bieten sich uns Vergleichspunkte zwischen vegetativer und sexueller Affinität dar. In manchen Fällen lassen sich thierische Eier durch Samen einer anderen Art gar nicht befruchten, in anderen Fällen dringt ein Samenfaden zwar in das Ei ein und verschmilzt mit dem Eikern, vermag aber keine gedeihliche Verbindung herzustellen, was sich in verschiedener Abstufung zu erkennen geben kann.

Bald theilt sich das befruchtete Ei einige Male, um dann abzusterben, bald schreitet die Entwicklung noch bis zum Stadium der Blastula oder der Gastrula oder noch etwas weiter fort, kommt dann aber aus inneren, uns nicht erkennbaren Ursachen zum Stillstand und endet schliesslich auch mit einem gänzlichen Zerfall.

Spärlicher als in der Botanik sind unsere Erfahrungen über Transplantation auf thierischem Gebiete.

Schon Trembley hat durch Pfropfen Theile zweier Hydroidpolypen zu einem Individunm zu vereinigen gesucht. Er zerschnitt zwei Exemplare von Hydra fusca in ihrer Mitte und brachte dann in einem Uhrschälchen das hintere Ende des einen mit dem vorderen Ende des anderen in directe Berührung. Es glückte ihm in einem Falle, beide Theile zur festen Verwachsung zu bringen, was sich deutlich zeigte, als er nach einigen Tagen das Thier mit einem Wurm fütterte. Denn derselbe wurde durch das vordere bis in das hintere Stück aufgenommen. Später bildeten sich Knospen sowohl oberhalb als unterhalb der Vereinigungsstelle. Dagegen wollte es Trembley nicht gelingen, Polypenstücke von verschiedener Art, von Hydra viridis und Hydra fusca, zusammenzupfropfen.

Transplantationen einzelner Gewebe und Organe sind häufig und von verschiedenen Forschern vorgenommen worden. Ich hebe nur hervor die älteren Ergebnisse von Ollier und M. Bert und die im Jahre 1893 angestellten Experimente von A. Schmitt und Beresowsky.

Ollier hat bei einem Versuchsthier einen Knochen freigelegt, die Knochenhaut vorsichtig abgetrennt und letztere dann an eine andere Stelle des Körpers unter die Haut in das Unterhautbindegewebe eingepflanzt. Das Ergebniss fiel verschieden aus, je nachdem das Gewebsstück auf ein

Individuum derselben Art oder einer anderen Art übertragen wurde. Im ersteren Falle blieb die Knochenhaut lebensfähig und wurde mit Blut versorgt, indem aus dem umgebenden Bindegewebe Gefässsprossen in sie hineinwuchsen; nach einiger Zeit wurden sogar von der Schicht der Osteoblasten Knochenlamellen ausgeschieden, so dass eine kleine Knochenscherbe unter der Haut entstand. Dieselbe war allerdings nur ein vergängliches Gebilde, das längere Zeit nach seiner Entstehung, weil es sich am unrechten Ort befand und daher functionslos war, wieder resorbirt wurde. Im zweiten Fall dagegen (bei Uebertragung eines Perioststückes von Hund auf Katze, Kaninchen, Ziege, Kameel, Huhn etc. oder umgekehrt) blieb die Knochenneubildung aus; entweder wurde das transplantirte Stück ganz resorbirt, oder es bildete sich um dasselbe ein Eiterherd aus, oder es wurde in eine Cyste eingeschlossen.

P. Bert hat in folgender Weise seine Experimente angestellt: Von weissen, einige Tage alten Ratten trennte er ein 2—3 cm langes Stück vom Schwanz ab, entfernte die Haut von demselben und brachte es dem operirten Thier an einer Stelle unter die Haut ins Unterhautbindegewebe. Schon nach wenigen Tagen war die Circulation in der Schwanzspitze durch Verbindung mit den Gefässen der Umgebung wieder hergestellt. Muskeln und Nerven verfielen einer regressiven Metamorphose, aber die anderen Gewebe, Knochen, Knorpel, Bindegewebe etc. fuhren lebhaft zu wachsen fort, so dass die Schwanzspitze, die bei der Transplantation 2—3 cm gross war, bei einigen Thieren, welche einen, zwei oder drei Monate nach der Operation getödtet wurden, zu einer Länge von 5—9 cm ausgewachsen war.

Abweichend fiel das Resultat bei Verpflan-

zung von einer auf die andere Art aus. Bei Uebertragungen der Schwanzspitze von Mus decumanus oder Mus rattus auf Eichhörnchen, Meerschweinchen, Kaninchen, Katze, Hund oder umgekehrt traten entweder heftige Eiterungen ein, welche die Abstossung des verpflanzten Stückes und häufig auch den Tod des Versuchsthieres zur Folge hatten, oder es erfolgte bei weniger stürmischem Verlauf allmähliche Resorption. Ein Ueberleben und Weiterwachsen der Schwanzspitze wurde nur bei sehr naher systematischer Verwandtschaft der zum Versuche benutzten zwei Thierarten erzielt. So gelangen Transplantationen von Mus rattus auf Mus decumanus und umgekehrt, dagegen nicht von Mus sylvaticus auf Mus rattus.

Zu demselben allgemeinen Ergebniss haben auch neuerdings wieder die Untersuchungen von A. Schmitt und von Beresowsky geführt. Dem ersteren ist das Einheilen von lebenden Knochenstücken nur bei Uebertragung zwischen Individuen derselben Art oder von einer zu einer anderen Körperstelle desselben Individuums geglückt. Beresowsky sah Froschhaut, die auf Hund und Meerschweinchen, oder Hundehaut, die auf Meerschweinchen transplantirt wurde, ohne Ausnahme zu Grunde gehen und als Fremdkörper abgestossen werden.

Dieselben Erscheinungen kehren bei der Vermischung der Blutarten von zwei verschiedenen Thieren wieder, wie alle Experimentatoren, die sich eingehender mit der Lehre von der Transfusion beschäftigt haben, in übereinstimmender Weise berichten. Mag man das Blut unmittelbar von Gefäss zu Gefäss zwischen zwei Thierarten, zwischen Hund und Kaninchen oder Hund und Hammel oder umgekehrt überleiten, oder mag man es in defibrinirtem Zustand einspritzen, der

Erfolg ist ein ziemlich ähnlicher. „Wir haben nicht nur gesehen," bemerkt Ponfick, die Ergebnisse seiner Experimente zusammenfassend, „dass das ungleichartige Blut in starken Dosen tödtlich, in mittleren schädlich wirkt, sondern auch — und dies scheint mir die vornehmste Frucht dieser Studien —, dass seine Sauerstoffträger jedenfalls in ihrer weit überwiegenden Mehrzahl, höchst wahrscheinlich sogar sämmtlich zu Grunde gehen." Schon nach wenigen Minuten beginnt der Zerfall der rothen Blutkörperchen bei disharmonischen Blutarten und die Auflösung des Haemoglobins im Plasma (das Lackfarbigwerden des Blutes) einzutreten, was in kurzer Zeit Blutharn zur Folge hat. Da bei Transfusion von gleichartigem Blut (zwischen Individuen derselben und sehr nahestehender Arten) die Haemoglobinurie ausbleibt, selbst bei sehr grossen Gaben, schliesst Ponfick, dass die Blutkörperchen in ihrer weitaus überwiegenden Mehrzahl in dem fremden Organismus unverändert bestehen bleiben.

Transfusionen zwischen den verschiedensten Thierarten, zwischen verschiedenen Familien der Säugethiere, zwischen Säugethieren, Vögeln und Amphibien hat Landois ausgeführt; er zieht aus ihnen „das für die systematische Ordnung der Thiere wichtige Ergebniss, dass diejenigen Thiere, welche im System durch anatomische Eigenheiten sich am nächsten stehen, auch die gleichartigsten Blutarten besitzen", so zwar, dass „die Transfusion zwischen zwei nahe stehenden Thieren einen am wenigsten schnellen Zerfall des fremden Blutes nach sich zieht." „So würde die Transfusion uns ein Mittel an die Hand geben, um in zweifelhaften Fällen die Verwandtschaft der Thiere zu ermitteln. Das Blut der Spielarten lässt sich gegenseitig überpflanzen, das Blut sehr nahe stehender Arten löst sich nur sehr allmählich auf, und die Thiere ertragen grosse Quantitäten so ein-

geführten Fremdblutes; je weiter aber im Systeme die Thiere sich entfernen, um so stürmischer sind die Erscheinungen der Auflösung des Fremdblutes, und um so geringere Mengen ertragen die Thiere in ihren Adern. So erkenne ich in der Transplantationsfähigkeit des Blutgewebes einen Stein zur Grundlage eines cellularen Darwinismus."

Bisher sind Transplantationen und Transfusionen zwischen verschiedenen Thierarten im Hinblick auf praktische Zwecke der Chirurgie und inneren Medicin weniger von streng physiologischen Gesichtspunkten aus vorgenommen worden. Aus den hier mitgetheilten Resultaten, die ich für richtig halte, gegen deren Beweiskraft übrigens aus der Literatur vereinzelte gegentheilige, mir aber wenig glaubwürdig erscheinende Angaben geltend gemacht werden können, glaube ich den auf botanischem Gebiet viel besser begründeten Schluss auch auf das thierische Gebiet übertragen zu dürfen, den Schluss nämlich: dass die Zellen und Gewebe ausser ihren specifisch-histologischen noch allgemeinere Arteigenschaften besitzen, und dass man wie von einer sexuellen Affinität der Geschlechtsproducte, auch von einer vegetativen Affinität der Gewebe sprechen kann.

## Zusammenfassung der Ergebnisse des ersten Abschnitts.

Wenn wir jetzt das auf den vorausgegangenen Blättern Gesagte zusammenfassen, so spricht für unsere Auffassung, dass die Zellen sich nur durch erbgleiche Theilung vervielfältigen können, eine grosse Reihe von Thatsachen: erstens die fundamentale Thatsache, dass bei allen einzelligen Organismen nur erbgleiche Theilung vorkommen kann, da ohnedies bei ihnen die Constanz der Art, welche doch durch die Erfahrung gelehrt wird, nicht möglich sein würde.

Zweitens sind anzuführen die Thatsachen der Reproduction, der Keim- und Knospenbildung, deren weite Verbreitung über alle Theile des Körpers bei niederen Pflanzen und Thieren leicht begreiflich ist, wenn jede Zelle, wie das Ei, in Folge erbgleicher Theilung die Anlage zum Ganzen enthält und daher nur der besonderen Bedingungen bedarf, um selbst wieder Keimzelle zu werden.

Drittens fallen schwer ins Gewicht die Experimente, durch welche der Entwicklungsprocess in seinen einzelnen Stadien abgeändert werden kann, und welche beweisen, dass die einzelnen durch Theilung entstehenden Zellen nicht durch einen vorausbestimmten Plan unabweislich nur für eine bestimmte Rolle von vornherein prädestinirt sind. (Thatsachen der Regeneration und Heteromorphosen.)

Viertens lehren die Ergebnisse der Pfropfung, der Transplantation und Transfusion, dass die Zellen und Gewebe eines Organismus ausser ihren sichtbaren, histologischen Eigenschaften auch noch latente Eigenschaften besitzen, welche sich als der Art eigenthümlich nachweisen lassen.

Wie sucht nun Weismann diesen Thatsachen gegenüber seine Hypothese der erbungleichen Theilung zu retten? Durch Aufstellung verschiedener Zusatzhypothesen, die, wie wir gesehen haben, im Wesentlichen darauf hinauslaufen, dass er den Theil der Anlagen, welchen er durch erbungleiche Theilung aus den Zellen herausbefördert hat, wieder durch eine Hinterthür in sie hineinschlüpfen lässt. Es geschieht dies durch die Annahme, dass das Keimplasma gleichzeitig sowohl erbungleich als auch erbgleich getheilt werden kann. Die Zelltheilung gewinnt so für diese Fälle gewissermaassen ein doppeltes Gesicht. Nach Weismann ist dies möglich, weil das Ei den das Wesen einer Art ausmachenden An-

lagenverband (das Id) gleich vielmals (unter Umständen 100 Mal) enthält. Schon die Ide des zur ersten Theilung sich anschickenden Eies erscheinen bei Weismann in zwei Gruppen getheilt, in eine active und in eine Reservearmee. Die active Armee wird durch erbungleiche Theilung allmählich in die Divisionen, Brigaden, Regimenter der den einzelnen Zellgruppen zufallenden Determinanten etc. zerlegt und führt auf diese Weise nach einem vorbestimmten Plan die Evolution des Entwicklungsprocesses aus. Die passive Reservearmee dagegen wird durch erbgleiche Theilung vervielfältigt und wird, wo es die Hilfsannahmen nothwendig machen, gewissen Theilen der operirenden Armee als Beigabe mitgegeben, aber in einem gebundenen oder inactiven Zustand, so dass sie auf den Verlauf des normalen Entwicklungsprocesses und auf den Charakter der sie bergenden Zellen keinen Einfluss hat (gebundenes Keimplasma, inactives Nebenidioplasma, Knospungsidioplasma).

Trotz dieser rein willkürlichen Hilfsannahmen bleibt es, wie mir durch die mitgetheilten Thatsachen bewiesen zu sein scheint, ein durchaus unhaltbarer Standpunkt, wenn Weismann nur einem Theil der Zellen, je nachdem er es gerade braucht, „gebundenes Keimplasma als Reservearmee" zutheilt. Angesichts der von Driesch, Wilson und mir angestellten Experimente, die lehren, wie aus der Hälfte oder einem Viertel des Eies ein ganzer Embryo werden kann, und wie die ersten Kerngenerationen gleich einem Haufen von Kugeln im Eiraum durch einander gewürfelt werden können, bleibt für die Weismann'sche Theorie eigentlich nichts Anderes übrig, als jede Zelle mit Nebenidioplasma für unvorhergesehene Fälle auszurüsten. Freilich verliert hierbei der andere Theil der Theorie, die Determinantenlehre, der complicirte, in der festen Architektur

des Keimplasmas begründete Entwicklungsmechanismus sein Rückgrat und seine erklärende Bedeutung. Denn man denke sich die Verwirrung, die entstehen muss, wenn durch äussere Eingriffe bald in dieser, bald in jener Weise die Abtheilungen der activen Armee in Unordnung gebracht werden, und wenn dann den zerstreuten Trümmern derselben die Reservearmeen mit ihrem Vorrath latenter Anlagen zur Hilfe kommen sollen. Wer gebietet den durch den prästabilirten Plan zur Activität bestimmten Anlagen, jetzt latent zu bleiben an Stellen, wo es nicht mehr passt, und wer reactivirt die ursprünglich gebundenen Anlagen der Reservearmee an Stellen, wo ihre Hilfe nothwendig geworden ist? Was hat es überhaupt für einen Zweck, wenn die Annahme activer und passiver Anlagen in einer Zelle doch einmal nicht zu umgehen ist, eine so scharfe Trennung in zwei Armeen vorzunehmen, in eine active Armee, die nach einem bis ins feinste Detail vorausbestimmten Plan ihre Evolutionen ausführt, und eine zur Passivität verurtheilte und als Beigabe ihr zugesellte Reservearmee?

Und damit kommen wir auf den rothen Faden, der sich durch die Keimplasmatheorie in allen ihren Metamorphosen, die sie durchgemacht hat, unverändert hindurchzieht. Auf die Trennung legt Weismann den allergrössten Werth; denn die Zwiespaltigkeit des Entwicklungsprocesses ist ein Cardinalpunkt seiner Theorie, der mit seiner Lehre von der Unsterblichkeit der Einzelligen und des Keimplasmas und der Sterblichkeit der Körperzellen zusamenhängt.

Zwischen Körperzellen und Fortpflanzungszellen nimmt Weismann eine nicht zu überbrückende Kluft an. Denn nur die letzteren enthalten wirkliches Keimplasma und

tragen allein die Bedingungen zur Erhaltung der Art in sich, indem sie zum Ausgang für neue Entwicklungsprocesse dienen, die Körperzellen dagegen sind nur mit Fragmenten vom Keimplasma ausgerüstet, in Folge dessen zur Erhaltung der Art ungeeignet und dem Untergang verfallen. Die Geschlechtszellen werden wie die einzelligen Organismen als unsterblich, die Körperzellen dagegen als sterblich bezeichnet. Zwischen diesen beiden Kategorieen von Zellen kann es nach Weismann keine Uebergänge geben.

Naeh unserer Auffassung der Natur ist der hervorgehobene Gegensatz nur künstlich in sie hineinphilosophirt worden. Für uns existirt er aus verschiedenen Gründen nicht: Erstens halten wir auf Grund der früher aufgeführten Thatsachen überhaupt schon die Annahme einer erbungleichen Theilung der Zelle (und mithin auch des Keimplasmas) für nicht berechtigt, weil willkürlich. Zweitens gehören die Geschlechtszellen ebenso gut zum Körper eines Organismus, von welchem sie sogar oft den beträchtlichsten Theil, wie z. B. bei vielen Parasiten, ausmachen, wie ein jedes andere Gewebe und sind daher auch demselben Tod wie diese verfallen, wenn sie nicht zuvor unter die zu ihrer Entwicklung nothwendigen Bedingungen haben gebracht werden können. Unter diesen Verhältnissen können aber auch andere Zellencomplexe, zum Beispiel Stecklinge, die man aus den Zweigen eines abgehauenen Weidenbaums anfertigt, von dem sonst unvermeidlichen Tod gerettet werden. Drittens stehen die Geschlechtszellen zur Eizelle ihrer Abstammung nach in keinem anderen Verhältnis als alle übrigen Gewebszellen. Sie entstehen wie diese im vielzelligen Organismus durch Differenzirung aus dem von der Eizelle abstammenden Zellenmaterial und erhalten wie jedes andere Organ auf Grund der allgemeinen Wechselbeziehungen der

Zellen zu einander ihre bestimmte Stelle im Entwicklungsplan. Häufig sehen wir sogar die Geschlechtszellen durch zahlreichere Zellgenerationen vom Ei getrennt, als alle übrigen Gewebe, so vor allen Dingen bei pflanzlichen und thierischen Organismen, bei denen erst nach einer oder mehreren ungeschlechtlichen Generationen wieder eine geschlechtliche Generation auftritt. (Viele Pflanzen, Coelenteraten, Würmer, Tunicaten.)

Bei dieser Auffassung können wir auch die Annahme besonderer Keimbahnen im Sinne von Weismann nicht billigen. Natürlich bestreiten wir nicht, dass die Geschlechtszellen sich durch bestimmte Folgen von Zelltheilungen vom Ei herleiten lassen müssen; aber dasselbe gilt ebenso für alle anders differenzirten Zellen, für Muskel-, Leber-, Nieren-, Knochenzellen. Die Aufstellung besonderer Keimbahnen hat keinen grösseren Erkenntnisswerth als die Unterscheidung von Muskel-, Leber-, Nieren-, Knochenzellenbahnen. Wenn Weismann an die Keimbahnen die Hypothese knüpft, dass bestimmten Zellenbahnen etwas Keimplasma beigegeben worden sei, so sind für diese Annahme die Beweise erst noch herbeizubringen.

Zum Schluss noch ein Wort über den Begriff „unsterblich“. Ein solcher Begriff kann natürlich in einem wissenschaftlichen Werk nur in philosophischem Sinne gebraucht werden. Alsdann aber versteht man unter einem unsterblichen Wesen sowohl ein persönliches, als auch ein untheilbares. Wenigstens ist das die Ansicht der alten Philosophen, welche an dem Unsterblichkeitsbegriff festgehalten haben. „So sollte ich meinen,“ heisst es in der Theodice von Leibniz, „dass die Seelen, welche eines Tages menschliche Seelen sein werden, im Samen dagewesen sind, dass sie in den Voreltern bis auf Adam, also seit dem

Anfang der Dinge, immer in der Form organisirter Körper existirt haben."

In seiner Unsterblichkeitslehre hat sich Weismann um die beiden Erfordernisse des Unsterblichkeitsbegriffes, Untheilbarkeit und Persönlichkeit, nicht gekümmert. Er nennt einfach den einzelligen Organismus unsterblich, weil er gewissermaassen in den durch Theilung aus ihm hervorgehenden Organismen fortlebt. Die Unsterblichkeit der Einzelligen beruht in ihrer Theilbarkeit, in einer Eigenschaft, welche mit dem philosophischen Begriff der Unsterblichkeit nicht zu vereinbaren ist. Bei Weismann vermehrt sich das eine Unsterbliche in viele Unsterbliche, die aber, da die Einzelligen durch äussere Eingriffe beständiger Zerstörung unterliegen, im Einzelnen beständig sterblich sind. Genau genommen ist daher das Einzellige nicht als solches, sondern nur insofern es sich in einem anderen fortsetzt, unsterblich. Dadurch kommt Weismann wieder mit dem Individualitätsbegriff in Conflict, den er sich in Folge dessen umzugestalten genöthigt sieht. Denn er meint, „dass es bei den Einzelligen keine zeitlich von einander abgegrenzten Individuen gebe, sondern dass das räumlich wohl abgegrenzte Bion zeitlich in Vorgänger und Nachfolger übergehe, also in gewissem Sinne dasselbe Individuum sei." Consequenter Weise müsste dann Weismann auch dasselbe von der Geschlechtszelle, welche seiner Theorie zufolge ebenso wie der einzellige Organismus unsterblich ist, behaupten und alle von einer Geschlechtszelle abstammenden Geschlechtszellen (nebst den aus ihnen entwickelten Personen) in demselben Sinne als dasselbe Individuum betrachten. In demselben Maasse als die „Einzelligen" ist dann auch Adam unsterblich, insofern er in der Menschheit fortlebt.

Kurz und gut, Weismann bezeichnet als unsterblich

nicht das einzellige Individuum schlechthin, sondern die Summe der von einander abstammenden, nach und neben einander lebenden gleichartigen Individuen, das heisst: den Artbegriff.

Was Weismann mit dem Worte der Unsterblichkeit des Keimplasmas hat ausdrücken wollen, ist meiner Meinung nach nichts Anderes als die Continuität des Entwicklungsprocesses. So sagt er selbst auch gelegentlich einer Vertheidigung, bei welcher er aber seinen einmal eingenommenen Standpunkt aufzugeben nicht gesonnen ist, er wolle unter Unsterblichkeit der Einzelligen nur „die unsterbliche Bewegungsform organischer Materie" oder „eine Bewegung organischer Materie, die immer wieder in sich selbst zurückläuft", verstanden wissen.

Damit hat Weismann selbst eigentlich eingeräumt, dass seine Unterscheidung zwischen unsterblichen Einzelligen, unsterblichem Keimplasma und sterblichen Körperzellen ein Missgriff ist. Denn die Continuität des Entwicklungsprocesses oder die Bewegungsform organischer Materie beruht ja gerade auf fortschreitender Neubildung und nach einiger Zeit nachfolgender Zerstörung der neugebildeten Materie, hat aber keineswegs den fortdauernden Bestand der einmal organisirten Materie selbst zur Voraussetzung. Auch von diesem Gesichtspunkt wird die Unsterblichkeit der Einzelligen und des Keimplasmas hinfällig, und vor allen Dingen auch der künstlich geschaffene Unterschied zwischen Geschlechts- und Körperzellen, da an letzteren doch jedenfalls auch der organische Entwicklungsprocess oder die Bewegungsform der organischen Materie sich abspielt.

Somit lautet das Ergebniss des ersten Abschnitts:

Die Zellen vermehren sich allein durch erbgleiche Theilung. Zwischen Körper- und

Geschlechtszellen besteht kein principieller Gegensatz, keine Kluft, die sich nicht überbrücken lässt. Die Continuität des Entwicklungsprocesses beruht auf dem Vermögen der Zelle, zu wachsen und sich zu theilen, und ist daher schon ausgedrückt in den Sätzen: Omnis cellula e cellula, omnis nucleus e nucleo. Was die Lehre von der Continuität des Keimplasmas zu diesen Sätzen Neues hinzufügen will, beruht auf Irrthum und steht mit den von der Natur gegebenen Thatsachen im Widerspruch.

## Zweiter Abschnitt.

### Einwände gegen die Determinantenlehre.

Mit der Annahme einer erbungleichen Theilung hat Weismann seine Determinantenlehre in Verbindung gebracht. Er denkt sich, dass jede kleine Zellgruppe des fertigen Körpers, die eine besondere Eigenschaft und eine besondere Lage im Ganzen besitzt, sowie überhaupt eine jede Zellengruppe, die selbstständig variabel ist, schon im Ei und Samenfaden vertreten ist durch eine Anzahl von kleinsten Stofftheilchen, den Biophoren, die, zu einer Gruppe vereint, eine Determinante bilden. Die zahllosen Determinanten aber lässt er wieder im Keimplasma so angeordnet und mit solchen Kräften ausgestattet sein, dass sie während der Entwicklung zur rechten Zeit an den rechten Ort geführt werden, an welchen sie zu ihrer Entfaltung kommen müssen. Für ein Säugethier mit buntem Haarkleid zum Beispiel würden so viele architektonisch angeordnete Determinanten vorhanden sein müssen, als das Haarkleid

durch Farbe und Länge der Haare unterschiedene Flecke und Streifen aufweist.

Diese von Weismann zu einem klaren und scharfen Ausdruck gebrachten Ideengänge treten uns in mehr oder minder verschwommener Form nicht selten in der biologischen Litteratur, namentlich der Thierbiologie, entgegen. Sie beruhen nach unserer Ansicht auf einer falschen Anwendung des Causalitätsbegriffes, auf einer falschen Beurtheilung des Wechselverhältnisses zwischen Anlage und Anlageproduct, welche beide sich wie Grund und Folge zu einander verhalten.

Weil aus einem bestimmten Ei, wenn der Entwicklungsprocess kein Hinderniss erfährt, immer eine bestimmte Thierform mit Nothwendigkeit hervorgeht, wird vielfach bald mehr bald minder unbewusst fast eine vollständige Identität von Anlage und Angelegtem, von Grund und Folge angenommen. Man stellt es fast so dar, als ob der sich entwickelnde Organismus ein in sich abgeschlossenes Kräftesystem, eine Art von organischem Perpetuum mobile sei. Man übersieht, dass beim Ablauf des Entwicklungsprocesses sich auch noch zahlreiche Bedingungen erfüllen müssen, ohne welche niemals das Anlageproduct aus der Anlage hervorgehen kann.

Wenn aus dem Ei mit Nothwendigkeit dieselbe Endform immer entsteht, so hängt dies doch nur lediglich davon ab, das beim gewöhnlichen Verlauf der Dinge die Eizellen sich stets unter denselben Bedingungen der Stoffaufnahme und -Abgabe befinden und in derselben Weise der Einwirkung der Schwerkraft, des Lichtes und der Wärme etc. unterworfen sind. Deshalb dürfen wir aber noch keineswegs die Rolle der Bedingungen, als ob sie

gar nicht existirten, ausser Acht lassen, wenn es sich darum handelt, den organischen Entwicklungsprocess ursächlich zu begreifen.

Bleiben wir bei diesem wichtigen Punkt, dessen Bedeutung häufig so vollständig verkannt wird, noch einen Augenblick stehen.

Jeder organische Entwicklungsprocess beruht in erster Linie auf Stoffaufnahme und Stoffmetamorphose; unorganisirter Stoff wird fortwährend organisch gemacht und dient zum Wachsthum und zur Entwicklung der Anlage. Daher ist, was auf einem vorausgehenden Stadium als unorganisirter Stoff oder als eine der äusseren Entwicklungsbedingungen der Anlage geboten wird, in dieselbe auf einem nächstfolgenden Stadium als Bestandtheil mit eingegangen. Dottermaterial des Eies zum Beispiel, welches in Bezug auf die Anlagesubstanz ebenso wie der atmosphärische Sauerstoff als etwas von aussen Gegebenes und als äussere Entwicklungsbedingung erscheint, geht so fortwährend in die Anlage selbst mit ein und verändert sie, auch für den Fall, dass die Veränderung nur eine rein quantitative ist. Mithin lehrt schon eine einfache Ueberlegung, dass während des organischen Entwicklungsprocesses stetig Aeusseres in Inneres verwandelt wird, oder dass die Anlage continuirlich auf Kosten der Bedingungen wächst und sich verändert.

Und nun bedenke man, dass das Ei und das entwickelte Thier zwei Endzustände der organisirten Materie sind, die durch eine fast unübersehbar lange Stufenreihe verbindender Formzustände von einander getrennt sind; man bedenke, dass jede Entwicklungsstufe Anlage und Grund für die nächste Stufe ist, die als Folge aus ihr

hervorgeht; man bedenke, dass, was auf einer früheren Stufe als eine äussere Bedingung erscheint, auf der nächstfolgenden Stufe in die Anlage selbst mit eingegangen ist und sie in ebendem Maasse verändert hat, und man wird erkennen, wie es schon bei rein logischer Betrachtung ein Fehler ist, wenn man für alle Eigenschaften, die am Endglied der Entwicklungskette zu erkennen sind, die bewirkenden Ursachen schon im Anfangsglied gegeben annimmt. Der Fehler liegt darin, dass man bei diesem Verfahren nicht unterscheidet zwischen dem, was von Anfang an im Ei als Grund enthalten, und zwischen dem, was während des Entwicklungsprocesses auf jeder Stufe von den äusseren Bedingungen in die Anlage mit eingegangen ist. Wenn zwischen Anlage und Anlageproduct keine absolute Identität besteht, was nicht der Fall sein kann, dann ist es falsch, die sichtbare Mannigfaltigkeit des Endstadiums des Entwicklungsprocesses in entsprechende, nur unsichtbare Mannigfaltigkeit des Anfangsstadiums einfach zurück zu verwandeln, wie es die alten Evolutionisten gethan haben und die neuen Evolutionisten wieder versuchen.

Zu diesem einen Fehler kommt aber in der Determinantenlehre noch ein zweiter hinzu. Derselbe hängt mit dem ersten auf das Innigste zusammen und besteht, kurz gesagt, darin, dass in eine Zelle — und das sind ja doch Ei und Samenfaden ihrer Natur nach — nicht nur Eigenschaften hineinverlegt werden, welche der Zelle als solcher eigenthümlich sind, sondern auch Eigenschaften, welche erst das Resultat des Zusammenwirkens vieler Zellen sind.

Die Eigenschaften eines ausgebildeten, functionirenden Organismus, sei er Pflanze oder Thier, sind ja ausserordentlich zahlreiche und dabei von sehr mannigfaltiger

und ihrem Wesen nach sehr ungleicher Art. Manche beruhen auf dem normalen Zusammenwirken fast aller Theile des Körpers oder einer Gruppe von Organen, andere sind einem Organ eigenthümlich und können sich auf seine Form, Structur, Lage, Function u. s. w. beziehen, andere gehören der einzelnen Zelle oder auch nur ihren einzelnen Theilen an. Sollen nun wirklich alle diese so vollständig heterogenen Eigenschaften im Keim ihre besonderen stofflichen Träger haben, mögen dieselben nun einfache Biophoren oder Gruppen von solchen (Determinanten) sein?

Ich kann mir die Zelle nur mit stofflichen Trägern solcher Eigenschaften ausgestattet denken, welche von der Zelle für sich schon verwirklicht werden können. Eine Geschlechtszelle kann demnach wohl Stofftheilchen als Anlagen für Bildung von Hornsubstanz, von Chondrin, Ossein etc., von Pigment, Chlorophyll, von Nervenfibrillen, Muskelfibrillen, dagegen nicht für Bildung eines Haares oder eines bestimmten Spinalknotens oder des Musculus biceps humeri enthalten. Anlagen für Haare, Spinalknoten, Muskeln etc. können nur Zellgruppen sein. Denn nur Zellgruppen, aber nicht besonders gruppirte Stofftheilchen einer Zelle können zu Haaren, Spinalknoten, Muskeln etc. auswachsen.

Schon in einem kurzen Vortrag aus dem Jahre 1892 habe ich mich in ähnlichem Sinne geäussert, indem ich sagte: „Der Fehler, in welchen schon so viele Forscher bei ihren Speculationen über das Wesen der Entwicklung verfallen sind, besteht darin, dass sie Merkmale des ausgebildeten Organismus in die ungetheilte Eizelle einfach hineintragen und so die Dotterkugel mit einem System kleinster Theilchen bevölkern, die gröberen Theilen des

Organismus qualitativ und auch in räumlicher Anordnung entsprechen sollen. Bei diesem Verfahren wird übersehen, dass das Ei ein Organismus ist, der sich durch Theilung in zahlreiche, ihm gleichartige Organismen vermehrt, und dass erst durch die Wechselwirkungen aller dieser zahlreichen Elementarorganismen auf jeder Stufe der Entwicklung sich der Gesammtorganismus allmählich fortschreitend gestaltet."

Dass man in der Zelle nicht stoffliche Träger für Eigenschaften annehmen darf, die dem Wesen der Zelle fremd sind und ihm zuwiderlaufen, hat Weismann zum Theil schon selbst bei einer Besprechung der Pangene von de Vries herausgefühlt. Ueber den Versuch, die Zebrastreifung durch die Annahme von Pangenen zu erklären, heisst es: „Zebrapangene kann es nicht geben, weil die Zebrastreifung keine Zelleneigenschaft ist; es kann vielleicht, kurz gesagt, „schwarze" und „weisse" Pangene geben, deren Anwesenheit die schwarze oder weisse Färbung einer Zelle bedingen. Aber die Zebrastreifung beruht nicht auf Entwicklung von Schwarz und Weiss innerhalb einer Zelle, sondern auf der regelmässigen Abwechselung von Tausenden, streifenweise angeordneten schwarzen oder weissen Zellen." Und ferner: „Der gesägte Rand eines Blattes kann nicht auf der Anwesenheit von „Sägepangenen" beruhen, sondern er beruht auf eigenthümlicher Anordnung der Zellen des Blattrandes. Ebenso verhält es sich fast bei allen Charakteren, die wir als sichtbare „Eigenschaften" der Art, Gattung, Familie u. s. w. bezeichnen, so bei der Grösse, Structur, Befilzung, Gestalt eines Blattes, den charakteristischen und oft so durchaus constanten Farbenflecken auf Blumenblättern (Orchideen) u. s. w. Alle diese

„Eigenschaften“ kommen nur durch das ordnungsmässige Zusammenwirken vieler Zellen zu Stande.“

Trotz dieses gewiss richtigen Ausspruches ist Weismann selbst in den Fehler, den er rügt, in seiner Determinantenlehre verfallen. Denn dadurch, dass man die Eigenschaften von Zellgruppen und Organen des fertigen Körpers in der Eizelle anstatt durch einfache Stofftheilchen (Pangene) durch architektonisch angeordnete Gruppen von solchen (Determinanten) vertreten werden lässt, wird an der Sachlage nichts geändert, dass in die Zelle Verhältnisse hineingetragen werden, welche ihrem Wesen selbst zuwiderlaufen. Was Weismann von den Pangenen gesagt hat, genau dasselbe kann man auch mit Fug und Recht aus genau denselben Gründen gegen seine Determinanten vorbringen: „Zebradeterminanten, Sägedeterminanten etc. kann es nicht geben, weil die Zebrastreifung, weil der gesägte Rand eines Blattes keine Zellen-Eigenschaft ist.“

Ein Vergleich wird den Fehler, der hier in der Determinantenlehre von Weismann liegt, noch in ein klareres Licht setzen.

Der menschliche Staat lässt sich als ein höherer, zusammengesetzter Organismus auffassen, der sich aus der Vereinigung zahlreicher Menschen unter Sonderung derselben in viele Berufsklassen zu einer immer complicirter werdenden Form entwickelt hat. Wenn wir nun, lediglich zur besseren Durchführung unseres Vergleiches, die Annahme machen, dass alle zum Staate verbundenen Individuen sich ihrer Abstammung nach von einem Anfangspaar herleiten lassen, so würde sich dasselbe als die Anlage des Staates bezeichnen lassen und für seine Entstehung dieselbe Bedeutung besitzen, wie die befruchtete

Eizelle für den ausgebildeten Thierkörper. Die Eigenschaften des Staates, seine verschiedenen Organisationen zum Schutz, zur Bewirthschaftung des Bodens, für Verkehr, für Verwaltung und Unterricht müssen sich aus den Eigenschaften des ersten Menschenpaares als der staatlichen Anlage und aus den äusseren Bedingungen, unter denen es und die von ihm abstammenden Generationen sich entwickelt haben, causal erklären lassen.

In diesem Falle würde es gewiss nun Niemandem einfallen, zur Erklärung des Causalitätsverhältnisses die im Staatsorganismus sichtbare Mannigfaltigkeit der für bestimmte Zwecke verbundenen nnd verschieden differenzirten Individuen sich in dem ersten Menschenpaar als ihrer Anlage schon präformirt zu denken in Gruppen kleinster Stofftheilchen, welche gewissermaassen die stofflichen Anlagen der bei der staatlichen Entwicklung zur Ausbildung gelangenden Dorf- und Stadtgemeinden, der Ackerbau und Industrie treibenden Verbände, der Aerztekammern, Parlamente, Ministerien, Heereskörper etc. sind. Ein Jeder fühlt hier ohne viele Ueberlegung, wie dieser Versuch zur Erklärung des Causalitätsverhältnisses sich auf einem falschen Geleise bewegt, wie es verkehrt ist, die complicirten Eigenschaften des staatlichen Organismus aus einem System architektonisch angeordneter Stofftheilchen, das man in's erste Menschenpaar hineinconstruirt, erklären zu wollen. D i e d u r c h d a s Z u s a m m e n w i r k e n v i e l e r M e n s c h e n e n t s t e h e n d e n O r g a n i s a t i o n e n s i n d e t w a s N e u e s u n d k ö n n e n n i c h t a l s s c h o n i m E i n z e l m e n s c h e n v o r h a n d e n e O r g a n i s a t i o n e n v o r g e s t e l l t w e r d e n. T r o t z d e m s i n d s i e i n d e r m e n s c h l i c h e n N a t u r b e g r ü n d e t, a b e r n i c h t i n d e r z u m V e r g l e i c h a n g e n o m m e n e n g r o b m e c h a n i s c h e n W e i s e.

Was für das Causalitätsverhältniss zwischen Staatsorganismus und Mensch, dasselbe gilt aber auch ceteris paribus für das zu erklärende Causalitätsverhältniss, welches zwischen Eianlage und dem aus ihr entwickelten Geschöpf besteht. In der Richtung der Weismann'schen Determinantenlehre kann eine Erklärung von vornherein nicht versucht werden, weil sie auf einer schon im Princip verfehlten Annahme beruht und Organisationen, die auf Zellverbänden beruhen, als Organisationen von Stofftheilchen in die Zelle selbst hineinverlegt.

„Wir bedürfen, um die Erblichkeit zu begreifen,“ bemerkt schon Nägeli ganz richtig, „nicht für jede durch Raum, Zeit und Beschaffenheit bedingte Verschiedenheit ein selbstständiges, besonderes Symbol, sondern eine Substanz, welche durch die Zusammenfügung ihrer in beschränkter Zahl vorhandenen Elemente jede mögliche Combination von Verschiedenheiten darstellen und durch Permutation in eine andere Combination derselben übergehen kann.“

Vom cellularen Standpunkt aus lässt sich dieser Gedankengang noch besser dahin formuliren: Die in der Ei- und Samenzelle enthaltene Erbmasse kann nur aus Stofftheilchen zusammengesetzt sein, die Träger von Zelleneigenschaften sind. Jeder zusammengesetzte Organismus kann seine Eigenschaften nur in der Form von Zelleneigenschaften vererben. Die zahllosen unendlich variablen Eigenschaften der Pflanzen und Thiere, welche in der verschiedenen Form, Structur und Function ihrer Organe und Gewebe und in den besonderen Verbindungsweisen

derselben unter einander zum Ausdruck kommen, sind zusammengesetzter Art; sie beruhen auf der Wechselwirkung vieler Zellen und können als solche nicht durch stoffliche Träger in der Erbmasse einer Zelle vertreten sein, es sind Neubildungen, die erst bei der Vervielfältigung der Zelle durch die hierbei gleichzeitig stattfindende verschiedenartigste Combination der Zelleneigenschaften entstanden sind.

Wie auf den vorausgegangenen Blättern aus allgemeinen Erwägungen, soll schliesslich die Unhaltbarkeit der Determinantenlehre auch noch durch Analyse eines concreten Falles nachzuweisen versucht werden. Als ein oft studirtes und genauer bekanntes Object kann uns hierbei das Froschei dienen, sein Furchungsprocess, die Entwicklung der Keimblase, der Gastrula und der Keimblätter.

Beim Furchungsprocess spielt der Kern die Hauptrolle, von welchem wir angenommen haben, dass er der Träger der Erbmasse sei. Den Anstoss zu seiner Theilung giebt nun aber gewiss keine einzelne, besondere Determinante, vielmehr das Zusammenwirken aller Stofftheilchen, welche für die Natur des Kerns wesentlich sind. Durch Assimilation von Substanz aus dem Dotter muss sich die Chromatinmasse, die wir uns aus selbstständig wachsenden und theilbaren Einheiten aufgebaut vorstellen, verdoppelt haben, vielleicht muss gleichzeitig auch das Centralkörperchen auf das Doppelte gewachsen sein, ehe der Kern in den Zustand der Theilung eintritt. Dieser Zustand erscheint somit als die nothwendige Folge zahlreicher, verschiedener Ernährungs- und Wachsthumsprocesse, als das Resultat complicirter chemischer Vorgänge, die sich an den einzelnen elementaren Lebenseinheiten des Kerns vollziehen.

Die Vervielfältigung des Kerns in 2, 4, 8 Tochterkerne u. s. w. giebt dann wieder den Anstoss zur Zerlegung des Dotters in entsprechend viele Zellen ab, wobei die Richtung der Theilebenen, das Lageverhältniss und die ungleiche Grösse der Zellen unter normalen Verhältnissen eine strenge Gesetzmässigkeit aufweisen. Aber auch dies ist, wie sich direct nachweisen lässt, nicht die Folge besonderer, im Kern gelegener Determinanten. Denn alle diese Erscheinungen, welche dem Furchungsprocess sein eigenartiges Gepräge beim Froschei, sowie überhaupt auch an anderen Objecten verleihen, werden ausschliesslich von den besonderen Eigenschaften der den Kern einhüllenden Dottermasse aus determinirt.

Wie bei verschiedenen Gelegenheiten von mir festgestellt worden ist, bestimmt die äussere Form der Eizelle und die Anordnung ihres Inhalts nach der specifischen Schwere ihrer verschiedenen Stofftheilchen die Stellung des Kerns und die Richtung der aufeinander folgenden Theilebenen. Und ebenso hängt die ungleiche Grösse der Furchungszellen und der ungleich rasche Rhythmus, in welchem sich später die animalen und die vegetativen Zellen theilen, von der Beschaffenheit des Dotters ab, von der Sonderung desselben in protoplasmareichere und protoplasmaärmere Abschnitte und vom verschiedenen Gehalt an Protoplasma, welchen in Folge dessen die einzelnen Furchungsstücke führen.

Nun ist in manchen Fällen eine Uebereinstimmung in der Lage der ersten drei Theilebenen und der späteren Hauptebenen des aus dem Ei entstehenden Thieres festgestellt und von Roux und Weismann für die Ansicht verwerthet worden, dass durch den Kerntheilungsprocess Kerne von verschiedener stofflicher Qualität entstanden

seien, und dass dadurch die links und rechts von der Medianebene gelegenen Dottermassen sich zur rechten und linken Hälfte des Embryo auszubilden bestimmt werden, und ebenso die durch die erste Transversal- und Horizontalebene gesonderten Stücke des Eies zum embryonalen Kopf- und Schwanz-, zum Bauch- und Rückentheil.

Auch für diese Verhältnisse glaube ich auf das Unzweideutigste gezeigt zu haben, dafs sie sich, anstatt durch die Annahme besonderer, geheimnissvoll wirkender, hypothetischer Determinantengruppen der Kerne, lediglich aus der specifischen Form des ganzen Eies und aus der Differenzirung seines Dotters erklären lassen. Da sich der embryonale Körper aus den Massentheilchen des Eies aufbaut, muss die Massenvertheilung innerhalb desselben für die Formbildung des Embryo von Einfluss sein, wie sich von vornherein von selbst versteht. Daher nannte ich in meiner kürzlich veröffentlichten Abhandlung das befruchtete Ei eine Form, welcher sich der werdende Embryo, besonders auf den Anfangsstadien der Entwicklung, in vielfacher Beziehung anpassen muss.

So muss, um das Gesagte an einigen Beispielen zu veranschaulichen, der Vertheilung der Massentheilchen des befruchteten Eies die Massenvertheilung in der Keimblase entsprechen, da bei der Zerlegung in Zellen die räumliche Anordnung der Substanzen von ungleichem Gewicht keine Aenderung erfährt. (Polar differenzirte Keimblase der Amphibien, Keimblase mit ungetheiltem Nahrungsdotter der meroblastischen Eier.) In diesem Falle sind die mehr oder minder reichliche Ansammlung von Dottersubstanz und die Schwerkraft, welche eine Sonderung des Inhalts nach dem Gewicht der Stofftheilchen bewirkt hat, die Deter-

minanten für die besondere Art des Entwicklungsprocesses, nicht aber im Kerne gelegene Gruppen besonderer Stofftheilchen.

So muss ferner aus einem ovalen oder längsgestreckten Ei auch eine ovale oder längsgestreckte Keimblase, aus dieser eine ebenso orientirte Gastrula u. s. w. hervorgehen, da die ursprünglich gegebene Massenvertheilung der Eisubstanzen vom vorausgehenden auf das nachfolgende Entwicklungsstadium einfach übertragen wird. (Ovale Eier von Triton, Insecteneier etc.)

So wird endlich auch bei manchen Eiern, denen ausser ihrer polaren Differenzirung noch eine bilateral-symmetrische Organisation in der Vertheilung ihrer Substanzen von ungleicher Schwere und verschiedenem physiologischen Werth zukommt, die Keimblase aus dem oben erwähnten Grunde gleichfalls eine bilateral-symmetrische Form annehmen.

Wenn daher bei polar differenzirten Eiern, die entweder einen längeren Durchmesser oder eine bilateral-symmetrische Organisation besitzen, unter normalen Verhältnissen die Richtungen der beiden ersten Theilungen mit den Richtungen der späteren Hauptebenen des Embryo annähernd zusammenfallen, so ist die Ursache für dieses Zusammentreffen schon in dem Bau der Eizelle gegeben und nicht in qualitativen Sonderungsprocessen zu suchen, welche der Kerninhalt durch die ersten Theilungen nach Weismann und Roux erfahren soll. Nach dieser Richtung erklären sich die Beobachtungen von van Beneden und Jülin am Ascidienei, von Wilson am Ei von Nereis, von Roux am Ei von Rana esculenta, von mir an Eiern von Triton etc.

Ebenso wenig wie beim Furchungsprocess kann uns

die Determinantenlehre Weismanns bei der Analyse der Bildung der Keimblase, der Gastrula und der Keimblätter Dienste leisten.

Die Bildung der Keimblase scheint mir auf dem Zusammengreifen folgender Vorgänge zu beruhen: 1) darauf, dass durch die Theilungen der Eizelle zwischen den 4, 8, 16 Stücken etc. Lücken entstehen, durch welche der ganze Eiinhalt eine Auflockerung erfährt; 2) darauf, dass, je mehr sich die Zellen durch Theilung vervielfältigen und an Umfang kleiner werden, sie sich besonders nach der Oberfläche des Ganzen zu mit ihren Seitenflächen fester aneinanderlegen und so eine Anordnung annehmen, die man als epitheliale bezeichnet; 3) darauf, dass durch Flüssigkeitsabsonderung sich eine immer grösser werdende centrale Höhlung ausbildet in demselben Maasse, als die oberflächlichen Zellen fester zusammenschliessen, womit wahrscheinlich auch eine Zunahme des inneren Druckes und eine grössere Spannung der Blasenwand einhergeht.

Hat nun irgend einer dieser Processe etwas mit der Zerlegung des Kerninhalts in qualitativ verschiedene Determinantengruppen zu thun? Doch in keiner Beziehung, denn dass das Ei in viele Stücke zerlegt wird, ist eine allgemeine Eigenschaft der Zelle, die nicht an einen einzelnen, besonderen stofflichen Träger gebunden ist (s. S. 89). Dass zwischen den Theilproducten Lücken entstehen, ist die Resultante von Kräften, die theils in den einzelnen Zellen selbst wirksam sind, theils von aussen auf sie einwirken. In ersterer Beziehung hat die Dottermasse das Bestreben, sich um die einzelnen Kerne als Attractionscentren anzuordnen und die Kugelform anzunehmen, was ja auch mehr oder minder eintritt, wenn die Zellen bei der Theilung von einander isolirt werden. Diesem Bestreben

wirken auf der andern Seite Kräfte entgegen, mit welchen die durch Theilung entstandenen Zellen sich gegenseitig anziehen. Die anziehenden Kräfte scheinen mit abnehmender Grösse der Zellen zuzunehmen, so dass letztere sich später mit ihren Seitenwandungen immer fester an einander schliessen. Die Flüssigkeitsabsonderung ins Innere der Keimblase und die dadurch hervorgerufene Oberflächenspannung wird aus den Eigenschaften ihrer ganzen Wandung, nicht aber aus den Eigenschaften einzelner, besonders determinirter Zellen zu erklären sein.

Was endlich die besonderen Arten der Keimblase (beim Amphioxus, bei den Amphibien, Reptilien, Vögeln z. B.) betrifft, so wurde schon früher gezeigt, wie dieselben durch die Form des Eies, die Masse des Dotters und die Differenzirung desselben unter dem Einfluss der Schwere, also durch verhältnissmässig grobe Verhältnisse in der Architektur des ganzen Eiinhalts bedingt werden.

Es lässt sich daher in keiner Weise vorstellen, wie die Keimblase durch irgend eine Anordnung von Stofftheilchen im befruchteten Kern schon vorgebildet sein sollte, es kann keine Keimblasendeterminanten geben. Die Bedingungen für die Entstehung einer Keimblase werden erst durch den Furchungsprocess geschaffen, können daher nicht in einer anderen Weise in der Eizelle schon vorher bereits eingeschlossen gewesen sein. Es handelt sich hier um Epigenese, nicht um Evolution, um eine neugebildete, nicht um eine nur sichtbar werdende Mannigfaltigkeit.

Aehnlich liegen die Verhältnisse bei der Bildung der Gastrula und der Keimblätter. Wenn die Keimblase sich zu einem Becher einstülpt, so ist dies eine Folge von der Wirksamkeit aller Zellen der Blasenwand, von örtlich verschiedenem Wachsthum derselben, von Ungleichheiten der

Blasenspannung, von einer Reihe von Bedingungen, die sich in genauerer Weise noch nicht überschauen und beurtheilen lassen. Da nun die Zelltheilung selbst nicht von einem besonderen Stofftheilchen, sondern von Veränderungen des gesammten Kerninhalts abhängt, so kann das Wachsthum der Blasenwand als das Gesammtresultat des Wachsthums und der Theilung aller ihrer Zellen auch nicht durch besondere Determinantengruppen bedingt werden.

Um die Gastrulation, die Keimblätterbildung und viele andere Erscheinungen der Entwicklung zu erklären, hat die Determinantenlehre das Verhältniss von Ursache und Wirkung geradezu umgekehrt. Nicht desswegen, weil Zellen der Blasenwand eine besondere Determinantengruppe besitzen, welche ihnen den Stempel, Entodermzellen zu werden, aufdrückt, werden sie in die Furchungshöhle eingestülpt, sondern umgekehrt: dadurch, dass in Folge der Einstülpung, welche aus den Wachthumsverhältnissen der Blasenwand zu erklären ist, eine Zellenfläche in neue Lagebeziehungen zu ihrer Umgebung gebracht wird, wird sie Entoderm, erhält sie den Anstofs, die ihrer besonderen Lage entsprechenden Eigenschaften zu entfalten. Es ist unlogisch, von einem Entoderm zu sprechen, wie es in entwicklungsgeschichtlichen Arbeiten häufig geschieht, solange die Zellen noch der Keimblasenoberfläche angehören oder sogar erst noch im Furchungsprocess begriffen sind. Denn mit dem Worte „inneres Keimblatt“ bezeichnen wir ein Lageverhältniss, welches erst durch die Einstülpung geschaffen wird.

Alles in Allem lässt sich für die Gastrula ebenso wenig

wie für die Keimblase die Möglichkeit vorstellen, dass im Ei, welches doch nur eine einfache Zelle ist, durch Stofftheilchen im Kern ein Verhältniss in der Lage von zwei Zellschichten bereits vorgebildet sein könnte.

So führt die Analyse eines besonderen Falles zu demselben Ergebniss, wie die am Anfang dieses Abschnitts angestellte allgemeine Erwägung.

# Zweiter Theil.

## Gedanken zu einer Entwicklungstheorie der Organismen[11]).

Nachdem eine kritische Prüfung der Keimplasmatheorie uns auf einen ablehnenden Standpunkt geführt hat, erwächst für uns die Aufgabe, selbst noch genauer den Weg zu bezeichnen, auf welchem sich ein Verständniss für die Thatsache, dass aus dem Ei mit Nothwendigkeit immer derselbe Organismus mit seinen tausenderlei verschiedenen Eigenschaften entsteht, allmählich wird gewinnen lassen, ohne in die Zelle Eigenschaften hineinzutragen, die ihrem Wesen widersprechen. Es ist dies um so mehr geboten, als unsere Gegner gegen die Annahme einer erbgleichen Zelltheilung den Vorwurf erheben, dass sie keine Erklärung, ja selbst nicht einmal den Anfang einer Erklärung dafür geben könne, worauf die Verschiedenheit der Zellenarten, die Differenzirung des Körpers beruhe. „Das Erste, was eine Erklärung zu leisten hat," bemerkt Weismann, „ist eben, diese Differenzirung, d. h. die gesetzmässige Verschiedenheit der aus der Eizelle hervorgehenden

Zellen und Zellengruppen auf ein Princip zurückzuführen. Denn Niemand wird es auch nur für den Anfang einer Erklärung halten, wenn die Differenzirung darauf zurückgeführt wird, dass immer nur derjenige Theil der Keimsubstanz activ wird, den man gerade zur Herstellung der betreffenden Zelle oder des betreffenden Organs braucht. Je höher wir aber in der Organismenwelt emporsteigen, um so mehr wird die Erzeugung des Ganzen aus einzelnen Zellen beschränkt, und um so schärfer tritt uns die Differenzirung des Soma als erstes Object unseres Erklärungsbestrebens entgegen. Ihm gegenüber ist mit dem alle Anlagen umfassenden, überall vorhandenen Idioplasma Nichts anzufangen."

Der in obigen Worten erhobene Vorwurf trifft indessen nicht zu. Denn Nägeli, de Vries, Driesch und ich nehmen natürlich dafür, dass von den vielen Anlagen jeder Zelle immer nur einzelne im besonderen Falle zur Entfaltung kommen, auch bestimmte, im Entwicklungsverlauf gegebene Ursachen an, durch welche die Entscheidung getroffen wird. Nur laufen Weismann's und unsere Anschauungen über die Art dieser Ursachen und über den Ort, wohin dieselben zu verlegen sind, diametral auseinander.

Weismann verlegt die Ursache für die gesetzmässige Entfaltung der Anlagen in die Anlagesubstanz selbst hinein; diese ist ihm zugleich Grund und Bedingung für den Verlauf des Entwicklungsprocesses. Nach Weismann muss eine Zelle das werden, was sie ist, weil sie nur mit dieser bestimmten Anlage durch den im Voraus schon im Keimplasma gegebenen Entwicklungsplan ausgestattet worden ist.

*Wir dagegen machen die Entfaltung der Anlagen abhängig von Bedingungen oder Ursachen, die ausserhalb der Anlagesubstanz der Eizelle liegen, aber trotzdem in gesetzmässiger Folge durch den Entwicklungsprocess producirt werden. Wir erkennen solche erstens in den Wechselbeziehungen, in welche die Zellen eines Organismus, während sie durch Theilung an Zahl zunehmen, in einer sich stetig verändernden Weise zu einander treten, und zweitens in den Einwirkungen der den Organismus umgebenden Aussenwelt.*

Man kann die Eigenschaften der befruchteten Eizelle und später auch die zwischen ihren Theilproducten sich ausbildenden Wechselbeziehungen als innere Ursachen des Entwicklungsprocesses zusammenfassen und von den äusseren Ursachen oder den Bedingungen unterscheiden, die durch die Einwirkungen der Aussenwelt gegeben werden. Doch ist hierbei im Auge zu behalten, dass sich im Allgemeinen eine scharfe Trennung zwischen inneren und äusseren Ursachen des Entwicklungsprocesses nicht durchführen lässt; denn wie schon auf Seite 82 nachgewiesen wurde, gehen auf jeder höheren Stufe des Entwicklungsprocesses Bedingungen der vorausgehenden Stufe in die Anlage selbst als Bestandtheil mit ein; Aeusseres wird fortwährend in Inneres umgewandelt, so dass das Conto der inneren Ursachen sich stetig auf Kosten der äusseren Ursachen vergrössert.

Physiologisch ausgedrückt erblicken wir in der *ungleichen Differenzirung der Zellen die Reaction der organischen Substanz auf ungleichartige Reizursachen*, auf Factoren, die als wirklich vorhanden

und die Bildungsprocesse beherrschend von der Physiologie experimentell nachgewiesen worden sind. „Es ist überflüssig, auszuführen," heisst es bei Nägeli, „wie auf das Idioplasma fortwährend andere umgebende (dem Individuum angehörige) Einflüsse einwirken; denn jede Zelle, die wächst und sich theilt, nimmt eine bestimmte ontogenetische Stelle ein und befindet sich unter einer eigenthümlichen Combination von vorausgegangenen Organisationsverhältnissen." „Nicht nur die Umstände innerhalb des Individuums haben Einfluss auf das Idioplasma. Dasselbe kann auch durch äussere Ursachen umgestimmt und zu einem veränderten Bildungstrieb veranlasst werden." „Der Einfluss der äusseren Umstände auf die Entscheidung, welche von den im Idioplasma enthaltenen Anlagen zur Entfaltung gelangen, zeigt sich namentlich in der bekannten Thatsache, dass es von der Ernährung abhängt, ob an gewissen Bäumen sich Laub- oder Blüthentriebe bilden, und dass manche Pflanzen in einem ihnen wenig günstigen Klima es überhaupt nicht zur Blüthenbildung bringen, sondern in der vegetativen Entwicklungssphäre gehemmt bleiben."

Im Princip sind wir also wohl in der Lage, den Weg anzudeuten, auf welchem eine Erklärung für die verschiedenartige Differenzirung der Zellen gesucht werden muss, und wenn es auch in jedem einzelnen Fall nicht möglich ist, für die beobachtete Wirkung die entsprechende Ursache oder in anderen Worten für die bestimmte Reaction der Anlage den bestimmten Reiz nachzuweisen, so kann dies dem Princip an sich doch unmöglich als ein Fehler angerechnet werden, sondern ergiebt sich ganz naturgemäss aus der enormen Schwierigkeit des so höchst zusammengesetzten Entwicklungsphänomens. Es fragt sich nur, ob

unser allgemeines Erklärungsprincip ein durch die von der Natur gelieferten Thatsachen gerechtfertigtes ist.

Dies jetzt im Einzelnen noch genauer nachzuweisen, als es schon bei anderer Gelegenheit versucht wurde, ist Aufgabe der folgenden Blätter. In ihnen soll der in meinem Vortrag „Aeltere und neuere Entwicklungstheorieen" nur angedeutete Gedanke weiter ausgeführt werden, dass das Ei ein Organismus ist, der sich durch Theilung in zahlreiche, ihm gleichartige Organismen vermehrt, und dass erst durch die Wechselwirkungen aller dieser zahlreichen Elementarorganismen auf jeder Stufe der Entwicklung sich der Gesammtorganismus allmählich fortschreitend gestaltet. Die Entwicklung eines Geschöpfes ist daher nimmermehr eine Mosaikarbeit, vielmehr entwickeln sich alle einzelnen Theile stets in Beziehung zu einander, oder die Entwicklung eines Theils ist stets abhängig von der Entwicklung des Ganzen."

Eine der wichtigsten und hauptsächlichsten Ursachen für die Entstehung von Mannigfaltigkeit während des Entwicklungsprocesses ist in der Eigenschaft der Eizelle, sich durch Theilung zu vermehren, gegeben. Schon allein dadurch, dass die Kernsubstanz durch eine Reihe der verwickeltesten chemischen Processe sich Schritt für Schritt Stoff aus dem im Ei aufgespeicherten Reservematerial und Sauerstoff aus der umgebenden Atmosphäre assimilirt, ruft sie zugleich auch eine immer grösser werdende Mannigfaltigkeit hervor. Denn die Massenzunahme der Kernsubstanz bedingt eine fortlaufende Sonderung derselben in 2, 4, 8, 16 Stücke u. s. w. Die Sonderung ist aber wieder die Ursache für eine sich stetig ändernde, räumliche Vertheilung der Substanz. Die 2, 4, 8, 16 u. s. w. durch Theilung entstandenen Kerne weichen nach entgegen-

gesetzten Richtungen auseinander und gewinnen in bestimmten Abständen von einander neue Stellungen im Eiraum. Waren Anfangs alle Stofftheilchen des Eies um den befruchteten Kern herum als einziges Kraftcentrum angeordnet, so gruppiren sie sich jetzt um so viel individuelle Centren herum, als neugebildete Kerne vorhanden sind, und sondern sich um dieselben zu Zellen ab. Es liegt somit klar auf der Hand, dass das Ei als einzelliger Organismus, verglichen mit dem Ei als vielzelligem Organismus, seine Qualität erheblich verändert hat, schon allein durch den Process der erbgleichen Theilung.

Was man hier am Beginn der Entwicklung so deutlich vor sich sieht, das lässt sich aber auch für alles weitere Wachsthum behaupten. Die fortschreitende Vermehrung der Zellen kann nicht nur Massenzunahme, sondern muss von Zeit zu Zeit auch qualitative Veränderungen am Organismus hervorrufen. Denn jede Form ist an bestimmte Bedingungen gebunden, die, wenn sie nicht mehr erfüllt werden, bei einer reactionsfähigen Substanz zu einer zweckentsprechenden Veränderung der Form führen.

Wie von den Eigenschaften des Holzes, des Steines oder des Eisens die Art der Baulichkeiten abhängt, die sich mit ihnen herstellen lassen (Hallen mit verschiedener Spannweite, Brücken von verschiedener Construction, Form und Tragkraft etc.), so werden auch von der Natur der organischen Substanz die Formen, die sie beim Wachsthum annehmen muss, bis zu einem gewissen Grade bestimmt.

Die Form erscheint so in mancher Hinsicht als eine Function des Wachsthums der organischen Substanz.

Um dieses wichtige Verhältniss an einigen Beispielen klar zu machen, so muss der Vergrösserung der Keimblase

in der Beschaffenheit des Materials, aus dem sich die Wand aufbaut, eine Grenze gesetzt sein. Um die Membran, die entweder aus einer oder mehreren Lagen von Zellen zusammengesetzt ist, zu einer Kugeloberfläche ausgebreitet zu erhalten, muss im Innern ein entsprechender Druck herrschen. Derselbe muss zur Kraft, mit welcher die Zellen aneinander haften, in richtigem Verhältniss stehen; gleichzeitig muss aber auch die Blasenwand den von aussen auf sie einwirkenden Zug- und Druckkräften, welche veränderliche Factoren sind, genügenden Widerstand entgegensetzen. Alle diese Factoren, zu denen noch manche andere und weniger leicht erkennbare hinzutreten mögen, müssen in einem richtigen Wechselverhältniss zu einander stehen. Wird hier eine bestimmte Grenze überschritten, so muss jedes weitere Wachsthum entweder zu einer Zerstörung der Form durch Auseinanderfallen ihrer Bausteine oder zu einer Veränderung der Form führen. Bei einer lebenden, reactionsfähigen Substanz ist das Letztere der Fall. Die Blase faltet sich beim weiteren Wachsthum zu einem Becher ein. Wären uns alle Verhältnisse, welche auf die Blasenwand einwirken, bekannt, so würden wir wohl die Ursachen erkennen, warum von einer bestimmten Grenze jedes weitere Wachsthum zu einer Einstülpung führen muss. Aus der weiten Verbreitung der Gastrula in allen Abtheilungen des Thierreichs lässt sich schliessen, dass sie ein nothwendiges Durchgangsstadium jedes thierischen Wachsthums ist.

Eine zweite Beziehung zwischen Form und organischem Wachsthum, auf welche hier die Aufmerksamkeit gelenkt sei, ist anscheinend einfacher Art, aber in ihren Consequenzen von fundamentalster Bedeutung. Sie lässt sich durch den Satz ausdrücken, dass jedes Wachsthum mit einer möglichst grossen Ober-

*flächenentwicklung verknüpft sein muss.* Das Warum? lässt sich leicht einsehen. Es ergiebt sich aus der verschiedenen Natur der unorganischen und der lebenden organischen Substanz.

Ein Krystall kann in der Mutterlauge wachsen, indem er auf seiner Oberfläche immer neue Theilchen ansetzt, gemäss der seiner Substanz eigenthümlichen Art zu krystallisiren. Die einmal krystallisirten Theilchen beharren in ihrer Anordnung, auch wenn neue Schichten auf der Oberfläche sich abscheiden, und können so, wie beim Bergkrystall, Jahrtausende bestehen bleiben, wenn sie nicht durch veränderte äussere Eingriffe in ihrem Beharrungsvermögen gestört werden.

Organische Substanz aber kann in dieser Weise nicht wachsen. Sie nimmt Stoffe von aussen auf, um sie, nicht wie der Krystall an ihrer Oberfläche abzusetzen, sondern ihrem Innern (durch Intussusception) einzuverleiben. Sie kann auch nicht, ohne der Zerstörung zu verfallen, in dem einmal angenommenen Zustand beharren; sie ist daher auf die stete Wechselwirkung mit der Aussenwelt, auf Stoffaufnahme und -Abgabe, diese beiden nothwendigen Kehrseiten des Lebens, angewiesen. „Beim Wachsthum des Idioplasmas besteht," wie *Nägeli* sich treffend ausdrückt, „die Beharrung in einer steten Veränderung."

*Daher kann die organische Substanz beim Wachsthum nur solche Formen annehmen, welche ihr gestatten, mit der Aussenwelt in steter Fühlung zu bleiben.* Ein Zellhaufen, sei er eine Kugel oder ein Cubus, kann nicht durch fortgesetzte Auflagerung neuer Zellschichten an seiner Oberfläche wachsen, da dann die centrale Zellenmasse ihrer Lebensbedingungen beraubt würde. Eine in der Fläche ausgebreitete Membran von

Zellen oder eine Epithelschicht kann sich ebenso nicht in beliebiger Weise verdicken, da sonst die von der Oberfläche entfernten Zellen in ihren Beziehungen zur Aussenwelt geschädigt werden würden. Um den in ihrer Natur gelegenen Bedingungen zu genügen, kann die organische Substanz nur unter entsprechender Oberflächenentwicklung wachsen, und dies geschieht dadurch, dass sich die Zellen entweder zu Fäden oder Membranen anordnen, und dass die Fäden durch Verzweigung, die Membranen durch Aus- und Einstülpung (durch den Process der Faltenbildung) immer complicirter werdende Formen beim weiteren Wachsthum gewinnen.

Wenn man den Gedankengang, dass die werdende Form der Organismen in vieler Beziehung die nothwendige Folge des Wachsthums der mit specifischen Eigenschaften ausgestatteten organischen Substanz ist, weiter verfolgt, dann wird uns selbst der grosse Gegensatz begreiflich, der in der ganzen Organisation zwischen Pflanzen und Thieren besteht. Er begreift sich aus der Verschiedenheit des pflanzlichen und thierischen Stoffwechsels und der pflanzlichen und thierischen Nahrungsaufnahme. Die Pflanzenzelle erzeugt organische Substanz aus Kohlensäure, die sie aus der Luft, aus Wasser und leicht diffundirenden Salzlösungen, die sie aus dem Meere oder dem Boden entnimmt; sie gebraucht zu dieser chemischen Arbeit die lebendige Energie des Sonnenlichtes. Hiermit sind die Hauptbedingungen gegeben, durch welche Beschaffenheit und Anordnung der Elementartheile in einer vielzelligen Pflanze bestimmt werden. Die Pflanzenzellen können sich mit einer dicken Membran umgeben, welche für den

Durchtritt von Gasen und leicht diffundirenden Salzen kein Hinderniss bietet; sie müssen sich ferner so anordnen, dass sie mit den umgebenden Medien, aus denen sie Stoff und Kraft beziehen, mit Erde und Wasser, mit Luft und Licht in möglichst ausgedehnte Beziehung treten. Sie müssen nach aussen eine grosse Oberfläche entwickeln; dies geschieht, indem sie sich zu Fäden, die sich vielfach verzweigen, oder in der Fläche zu blattartigen Organen anordnen. Um aus dem Boden Wasser und Salze aufzusaugen, verbinden sich die Zellen zu einem vielverzweigten Wurzelwerk, welches nach allen Richtungen hin die Erde mit feinen Fädchen durchsetzt; um Kohlensäure der Luft zu entziehen und die Einwirkung der Sonnenstrahlen zu erfahren, breitet sich in entsprechender Weise der oberirdische Pflanzentheil in einem reichen Zweigwerk dem Lichte entgegen aus und entfaltet sich zu blattartigen Organen, die ihrer Structur gemäss mit dem Assimilationsprocess betraut sind. So wird die ganze Formbildung der Pflanzen auf Grund der oben hervorgehobenen wirksamen Factoren eine nach aussen gerichtete und äusserlich sichtbare; dagegen fehlt eine nach innen gerichtete Differenzirung in Organe und Gewebe entweder ganz oder bleibt im Vergleich zum Thier eine relativ beschränkte. Denn erst bei den höheren Pflanzenformen entwickeln sich theils Gewebe, die zur Fortleitung der Säfte dienen, um den Verkehr zwischen den sich ergänzenden und auf einander angewiesenen, oberirdischen und unterirdischen Pflanzentheilen zu vermitteln (Gefässe), theils Gewebe, die den Hauptästen eine grössere Biegungsfestigkeit verleihen und daher als mechanische bezeichnet werden.

Den absoluten Gegensatz zur pflanzlichen bildet die thierische Organisation, wie auch in der Art der Ernährung

ein grosser Gegensatz besteht. Die thierische Zelle nimmt bereits fertige organische Substanz auf; sie bleibt daher entweder nackt, so dass feste Körper direct in ihr Protoplasma eintreten können, oder umgiebt sich nur mit dünnen Membranen, durch welche die schwer diffundirenden organischen Colloidsubstanzen im gelösten Zustande hindurchgehen können. Im Gegensatz zur Pflanze wird in Folge dessen beim vielzelligen thierischen Organismus die Formbildung eine nach innen gerichtete, unter dem Einfluss der veränderten Bedingungen, welche die dem Thiere eigenthümliche Nahrungsaufnahme stellt. Wie die einzellebende, thierische Zelle organische Partikel direct in ihren Protoplasmakörper einführt und in künstlich gebildeten Hohlräumen, Verdauungsvacuolen, chemisch verarbeitet, so schafft sich auch der vielzellige thierische Organismus in seinem Körper einen Hohlraum, in welchem er feste, organische Substanzen aufnimmt, verdaut und von ihm aus in gelöstem Zustand an die einzelnen Zellen vertheilt. Der thierische Körper wird dadurch vom umgebenden Medium mehr unabhängig; die Ernährung, welche für den Bestand des Organismus die Grundbedingung ist, erfolgt von innen heraus. Die höhere Ausbildung der thierischen Organisation schreitet daher von den einfachen Anfängen aus in der Weise weiter fort, dass das innere Hohlraumsystem durch Bildung besonderer Flächen, die zur Absonderung von Secreten dienen, durch Bildung eines Verdauungskanals, abgetrennter Leibeshöhlen etc. ein immer complicirteres wird.

Während bei der Pflanze eine Oberflächenentwicklung nach aussen, findet eine solche beim Thiere, gemäss der gegebenen Bedingungen, im Inneren des Körpers statt. Die Differenzirung der Pflanze zeigt sich in äusserlich hervor-

tretenden Organen, in Blättern, Zweigen, Blüthen, Ranken. Die Differenzirung beim Thier erfolgt im Inneren des Körpers verborgen, indem die inneren Flächen der Ausgangspunkt für die verschiedensten Organbildungen und Gewebedifferenzirungen werden.

Trotz der sehr verschiedenartigen Form und Function der sehr zahlreichen Organe, aus welchen sich die einzelnen thierischen Körper aufbauen, ist der Bildungsmodus derselben trotzdem im Grossen und Ganzen ein ziemlich einförmiger, wie das Studium der vergleichenden Entwicklungsgeschichte lehrt. Man stösst bei derselben immer wieder auf nur geringfügige Variationen einiger weniger, allgemeiner Formbildungsgesetze. Betreffs derselben verweise ich auf eine Reihe von Specialuntersuchungen, Studien zur Blättertheorie (Oscar und Richard Hertwig) und auf das vierte Capitel meiner Entwicklungsgeschichte: Allgemeine Besprechung der Entwicklungsprincipien.

Wie in diesen Schriften und auf den vorausgegangenen Seiten nachzuweisen versucht wurde, erscheint die Vermehrung der Eizelle durch Theilung, sofern ihre Theilproducte zu einer höheren Einheit verbunden bleiben, selbst schon als eine Quelle grösserer Mannigfaltigkeit und in gewissem Sinne als ein formbildendes Princip. Aber auch in anderer Hinsicht ist mit der Vermehrung eine Veränderung der von dem ursprünglichen Ei abstammenden Zellen gegeben. Denn wenn auch eine jede von ihnen in Folge erbgleicher Theilung dem Ei, aus dem sie entstanden ist, gleicht, so unterscheidet sie sich von ihm doch in dem einen Punkt, dass sie selbst jetzt nicht mehr das Ganze repräsentirt, sondern zum untergeordneten Theil einer höheren Einheit, eines höhe-

ren Organismus geworden ist. Die Zelle, welche nicht mehr Ganzes, sondern nur Theil eines Ganzen ist, zeigt sich zu anderen Zellen in Wechselbeziehungen gesetzt und wird in ihren Lebensverrichtungen von diesen und vom Gesammtorganismus bestimmt. Je mehr dies der Fall ist, um so mehr wird die Selbstständigkeit der Zelle als Elementarorganismus so aufgehoben, dass sie nur noch als untergeordneter und in Abhängigkeit vom Ganzen functionirender Theil erscheint[12]).

Während man bei morphologischer Betrachtung mehr geneigt ist, die Zelle als Elementartheil des höheren Organismus bei Untersuchungen in den Vordergrund zu stellen, lässt sich von physiologischen Gesichtspunkten aus der höhere Organismus mit Vortheil auch als eine einheitlich functionirende Stoffmasse auffassen, welche aus mehreren Kategorien einander untergeordneter und nur in Beziehung zum Ganzen functionirender Structurtheile aufgebaut ist, die nur besondere Theilverrichtungen ausüben. Somit bedarf das cellulare Princip, durch welches die Zelle als Lebenseinheit, Lebenscentrum, Elementarorganismus oft über die Gebühr hervorgehoben wird, von anderen allgemeineren Gesichtspunkten aus einer Einschränkung und Correctur. Es ist dies von tiefer denkenden Physiologen auch vielfach erkannt und hervorgehoben worden, von Nägeli, auf dessen Ausspruch schon auf S. 28 hingewiesen wurde, von Sachs, von Vöchting u. A.

„Die Zellenbildung,“ erklärt Sachs, „ist eine im organischen Leben zwar sehr allgemeine Erscheinung, aber doch nur von secundärer Bedeutung, jedenfalls bloss eine der

zahlreichen Aeusserungen des Gestaltungstriebes, der aller Materie, im höchsten Grade aber der organischen Substanz innewohnt." „Im Grunde ist jede noch so hoch organisirte Pflanze ein in sich zusammenhängender Protoplasmakörper, der nach aussen hin von einer Zellwand umkleidet, innerlich von zahllosen Quer- und Längswänden durchsetzt, fortwächst."

Besonders entspricht meiner Auffassung die Darstellung, welche Vöchting gegeben hat, indem er das Verhältniss der Zelle zum Ganzen in folgender Weise erörtert hat:

„Ist der Umstand, dass eine vom Organismus getrennte Zelle im Stande ist, sich selbst zu erhalten und zur Totalität zu ergänzen, ein Beweis für das selbstständige Leben der Zelle am Organismus? Ich glaube, er ist nur ein Beweis dafür, dass das Leben des Organismus überhaupt an die Zelle gebunden ist, dass die letztere den Träger alles Lebens darstellt, dass das Leben des zusammengesetzten Organismus nichts ist, als das Resultat der Lebensäusserungen aller seiner Einzelelemente; — keineswegs aber dafür, dass die Zelle im isolirten Zustande dieselben Functionen verrichtet, welche sie am Organismus vollzieht. Die Zelle am Organismus ist durchaus verschieden von der vom letzteren getrennten und sich selbst überlassenen. Im ersteren Falle wird ihre allgemeine Function, abgesehen von äusseren Kräften, durch die Totalität bestimmt und durch sie selbst nur insoweit, als sie je nach der Grösse der ersteren einen mehr oder minder grossen Theil derselben darstellt. Im zweiten Falle ist sie selbstständig, und ihre ganze Function wird nun lediglich durch sie selbst bestimmt. — Nirgends begeht man die Verwechselung des Potentiellen mit dem Actuellen leichter als hier, und nirgends wird diese Verwechselung verhängnissvoller als an diesem Orte. — Vom

morphologischen Standpunkte aus kann man die Zelle am Organismus getrost als Individuum betrachten; nur muss man sich dabei der Abstraction bewusst bleiben, die man begeht. Physiologisch ist die Zelle nur dann ein Individuum, wenn sie unabhängig vom Complex, wenn sie isolirt ist; von diesem Standpunkte aus ist jede Abstraction ein Fehler."

Indem nach der soeben entwickelten Auffassung die Zelle ihre selbstständige Individualität im Ganzen verliert, wird die Entwicklungsrichtung, welche sie später einschlägt, und welche zu ihrer besonderen Ausgestaltung führt, nicht durch Ursachen, die in ihr selbst liegen, nicht durch ihr eigenthümliche Determinanten im Sinne Weismanns, sondern lediglich durch die Beziehungen determinirt, in welche sie einerseits zum Ganzen und zu den übrigen Theilen desselben, andererseits zur Aussenwelt steht. Diese Beziehungen müssen nun aber naturgemäss verschieden ausfallen, je nach dem Ort oder der Lage, welche die Zellen im Ganzen einnehmen, und dadurch sind wieder unzählige Bedingungen für eine verschiedenartige Entwicklungsrichtung, für Arbeitstheilung und ungleiche histologische Differenzirung gegeben. Die jeweilig zu verrichtende Function einer Zelle wird in erster Linie, wie Vöchting sich ausdrückt, durch den morphologischen Ort bestimmt, den sie an der Lebenseinheit einnimmt. Ihre ungleiche Differenzirung ist, um einen Ausdruck von Driesch zu gebrauchen, „eine Function des Ortes". Es ist dies ein Gedanke, den mein Bruder und ich in unseren Studien znr Blättertheorie durch zahlreiche, der Histologie der Coelenteraten entnommene Beispiele näher

zu begründen versucht haben, ein Gedanke, der auf botanischem Gebiete schon seit längerer Zeit unter den Physiologen zur Herrschaft gelangt ist.

Wegen der grösseren Einfachheit in Bau und Lebensverrichtung lassen sich bei den Pflanzen leicht beweisende Experimente beibringen.

Schon früher wurde darauf hingewiesen, dass der Experimentator, je nachdem er die obere oder untere Seite eines Farnprothalliums stärker beleuchtet, die Archegonien und Antheridien zwingen kann, sich auf dieser oder jener Seite zu entwickeln. Ebenso entstehen Wurzeln auf der befeuchteten und beschatteten Fläche eines abgeschnittenen Weidenzweiges, während sie an der belichteten Seite ausbleiben. Wie aus den Experimenten der Botaniker und der Obstbaumzüchter hervorgeht, sind unentwickelte Knospen- und Wurzelanlagen gänzlich indifferente Gebilde, deren weiteres Wachsthum lediglich von den Bedingungen abhängt, unter welchen es vor sich geht. „Ein und dieselbe Knospe kann sich zu einem längeren oder kürzeren Laub-, zu einem Blüthenzweig oder zu einem Dorn entwickeln, oder sie kann auch ruhen bleiben. Dieselbe Wurzelanlage kann zu einem kräftigen, einer Hauptwurzel gleichen oder zu einem schwächeren Gebilde, einer Seitenwurzel, heranwachsen. — Die Bedingungen aber, welche den Modus der Entwicklung eines Gebildes bestimmen, hat, wie wir gesehen haben und noch weiter sehen werden, der Experimentator gänzlich in seiner Hand, und zwar kann er dies durch Schneiden, Krümmen, Horizontal-Binden u. dgl. erreichen.“ Vöchting bezeichnet daher die Pflanzen geradezu als eine in gewissem Maasse plastische Masse, die der Züchter formt, wie es seinen Zwecken entspricht. — „Um zum Beispiel bei Prunus

spinosa einen Langspross an Stelle eines Dornes entstehen zu lassen, braucht man nur im Frühjahr einen im Wachsthum begriffenen Langtrieb auf geeigneter Höhe zu durchschneiden. Aus der oder den unter dem Schnitt gelegenen Knospen entwickeln sich nun Langsprosse, welche dem mütterlichen Träger gleichen und dessen ununterbrochenes Wachsthum fortsetzen, während sie sich an der unverletzten Axe zu Dornen ausgebildet haben würden. Wir verwandeln somit die Anlage eines Dornes in die eines langen Laubsprosses" (Vöchting).

Bei Thieren sind Experimente schwerer auszuführen. Trotzdem fehlt es auch bei ihnen nicht an beweisenden Beispielen. Schneidet man aus dem Stamm einer Antennularia, eines Hydroidpolypen, ein Stück heraus und stellt es schräg auf, so entwickeln sich nach kurzer Zeit an ihm sowohl neue Sprosse, als neue Haftwurzeln. Hierbei ist wieder der Ort der Neubildung durch die Orientirung des Stammes gegen den Schwerpunkt der Erde genau bestimmt. „Die Sprosse entstehen nur an der nach oben gegen den Zenith gerichteten Seite des Elements, die Wurzeln zunächst nur an der Unterseite desselben" (Loeb).

Ein ähnliches Beispiel für die Wirbelthiere. Die Chorda entsteht während der Embryonalentwicklung an der Verschlussstelle der Urmundränder, im Bereich der sogenannten Urmundnaht. Durch Entwicklung der Froscheier unter abnormen Bedingungen habe ich es zuweilen erreichen können, dass die stärker gewachsene Urmundlippe der einen Seite sich nach aussen umklappte, dass später mit diesem abnormen Umschlagsrand der normale Urmundrand der anderen Seite zusammenwuchs, und dass dann Chorda und Nervenplatte gleichwohl aus dem fremdartigen Zellenmaterial, nur weil es an die Verwachsungsstelle gebracht

war, ihren Ursprung nahmen, während die Zellen des nach aussen umgeschlagenen Urmundrandes, anstatt Chordazellen und Medullarplatte zu bilden, zu einem einfachen Epidermislappen wurden.

Wie ferner aus der allgemeinen Pathologie genugsam bekannt ist, verlieren Schleimhäute ihren eigenthümlichen Charakter und nehmen mehr die Eigenschaften und das Aussehen der Oberhaut an, wenn sie aus ihrer normalen Lage gebracht (wie bei Vorfall der Gebärmutter, bei Blasenspalte etc.), dem Einfluss der äusseren Luft längere Zeit ausgesetzt gewesen sind.

Die Beziehungen des einzelnen Theiles zu anderen Theilen und zum Ganzen bezeichnet man als Correlation. Eine solche findet auf jeder Stufe der Entwicklung zwischen allen Theilen eines Organismus bald hier, bald dort mehr ausgeprägt jederzeit statt. Auf den correlativen Charakter aller Veränderungen während des Entwicklungsprocesses ist gerade der Weismann'schen Determinantenlehre gegenüber, bei welcher ja alles Geschehen nach einem im Voraus genau bestimmten Plan geregelt ist, ganz besonders die Aufmerksamkeit zu lenken!

Auch hierfür einige Beweise und Citate verschiedener Schriftsteller auf botanischem und thierischem Gebiet:

„Wird bei einer Pflanze ein Stengel oben abgeschnitten, so dass ihm Zweige und Blätter mangeln, aber die Wurzeln bleiben, so bildet er Adventivknospen und aus denselben beblätterte Zweige; wird er unten abgeschnitten, so dass er die Zweige und Blätter behält, aber die Wurzeln verliert, so erzeugt er aus denselben Zellen Adventivwurzeln. Aehnlich verhält es sich mit abgeschnittenen Wurzeln. Es ist, als ob das Idioplasma genau wüsste, was in den übrigen Theilen der Pflanze vorgeht, und was es thun muss, um die

Integrität und die Lebensfähigkeit des Individuums wieder herzustellen.“ „Es muss das locale Idioplasma sofort fühlen, wenn ein wesentlicher Theil des Individuums mangelt, weil von dorther keine Mittheilungen mehr gelangen.“ „Auch beweist jene Erscheinung, dass das Bedürfniss als Reiz wirken kann und dass das bestimmte Bedürfniss auch eine bestimmte Reaction veranlasst.“

So Nägeli, dessen zuletzt angeführten Gedanken schon Pflüger in breiterer Ausführung dargestellt hat in seiner lesenswerthen Schrift: „Die teleologische Mechanik der lebendigen Natur (1877)“. In ähnlichem Sinne bemerkt Vöchting:

„An einem unter normalen Bedingungen und ungestört wachsenden Baume stehen alle Organe unter einander in einem bestimmten Verhältniss. Einer gewissen Anzahl von Blättern entspricht eine bestimmte Summe von Zweigen und Aesten. Diese entspringen einem Stamm von proportionaler Dicke, und dieser ruht endlich auf einer Hauptwurzel, die einer proportionalen Zahl von Seitenwurzeln den Ursprung giebt. Zwischen allen diesen Theilen besteht unter normalen Verhältnissen ein Gleichgewichtszustand. Ein Apfelbaum, der auf der Grenze zwischen bearbeitetem Gartenboden und Rasen steht, wächst auf der dem ersteren zugewandten Seite ungleich kräftiger als auf der entgegengesetzten. Würde man einen Apfelbaum, der drei Hauptwurzeln und drei ihnen entsprechende Hauptäste besässe, eine der Wurzeln amputiren, so würde der zugehörige Ast in der Entwicklung zurückbleiben, ohne jedoch zu Grunde zu gehen.“ „Dieses Gleichgewichtsverhältniss ist verschieden, je nach der specifischen Natur des Baumes; es ist ein anderes bei der Eiche, ein anderes

bei der Buche; es ist verschieden bei differenten Varietäten derselben Art etc."

Endlich finde hier noch aus Göbel's Beiträgen zur Morphologie und Physiologie des Blattes die Erklärung Platz: „Dass die Seitenknospen nicht austreiben, so lange die Gipfelknospe vorhanden ist, resp. kräftig wächst, das hat seinen Grund offenbar in einer Beziehung beider, die ich als Correlation des Wachsthums bezeichne."

Besonders deutlich und lehrreich tritt die hochgradige Abhängigkeit der Theile von einander und vom Ganzen hervor, wenn zwei verschiedene Pflanzenindividuen durch Pfropfung zu einer neuen Individualität verbunden werden. Um das Wachsthum eines Baumes zu beschränken und ihn zu einem Zwergwuchs zu zwingen, hat man nur das Pfropfreis auf eine Unterlage einer verwandten, aber nur einen Strauch bildenden Art zu transplantiren. Wird ein Birnreis auf die durch strauchartigen Wuchs ausgezeichnete Quitte als Unterlage aufgepfropft, so wird sein vegetatives Wachsthum sehr stark gehemmt; es bilden sich nur kurze und schwächliche Laubsprosse; alle die kleinen Zwergsorten von Birnen, die zu Spalieren, kleinen Pyramiden benutzt werden oder als „Cordon" und Topfbäumchen in den Handel kommen, würden nicht vorhanden sein, wenn der Gärtner nicht eine Unterlage wie die Quitte besässe (Vöchting). Durch die Beschränkung des vegetativen Wachsthums wird aber gleichzeitig noch eine gesteigerte und frühzeitig eintretende Fruchtbarkeit erzielt. Aehnliches lehren andere cultivirte Obstsorten (Aepfel, Aprikosen u. s. w.).

Auch die Widerstandsfähigkeit gegen äussere Einflüsse und die Lebensdauer lässt sich auf diesem Wege verändern. Der Pistazienbaum (Pistazia vera), der in Frank-

reich cultivirt, bei einer Temperatur von mehr als —7,5° erfriert, erträgt eine Kälte von 12,5°, wenn er auf P. terebinthus gepfropft wird. Ferner erreicht er, „als Sämling gezogen, ein Alter von höchstens 150 Jahren; auf P. Terebinthus gepfropft, steigt die Lebensdauer auf 200 Jahre, während sie mit P. Lentiscus als Grundstock verbunden, ungefähr 40 Jahre alt wird" (Vöchting).

Eine noch eigenthümlichere Correlation zeigen die von Vöchting an der Runkelrübe angestellten Experimente. „Ein mit noch nicht differenzirten Knospen besetztes Reis einer Runkelrübe gestaltet sich zu einem vegetativen Sprosssystem, wenn man es mit einer jungen, noch wachsenden Wurzel verbindet; es bildet dagegen einen Blüthenstand, wenn es im Frühjahr einer alten Rübe aufgesetzt wird."

Ebenso ist das thierische Wachsthum auf allen Entwicklungsstadien ein correlatives. Wenn ein Muskel sich besonders kräftig ausbildet, so ruft dies in zahlreichen anderen Theilen des Körpers entsprechende correlative Wachsthumsprocesse hervor; er veranlasst eine Zunahme im Caliber des den Muskel versorgenden Blutgefässes, des an ihn herantretenden Nervenzweiges, wodurch wieder centrale Stellen des Nervensystems beeinflusst werden. Ursprung und Ansatzsehnen und die dazu gehörigen Skelettheile müssen ebenfalls durch mehr oder minder sichtbare Veränderungen auf das verstärkte Wachsthum des Muskels reagiren. Somit gilt für den thierischen Körper im vollsten Maasse, was Nägeli und andere Physiologen von der Pflanze behaupten, dass alle verschiedenen Elemente des Körpers in beständiger und feinster Fühlung unter einander stehen.

In schönster Weise zeigt sich dies namentlich, wenn

wir das grosse und ausserordentlich interessante Gebiet des Dimorphismus und des Polymorphismus überblicken. Was man hier beobachtet hat, scheint mir zu lehren, wie durch correlative Entwicklung der einzelnen Theile sehr verschiedenartig geformte Endproducte aus ein und derselben Anlagesubstanz entstehen können, wenn dieselbe auf frühen Entwicklungsstufen ungleichen äusseren Einwirkungen ausgesetzt worden ist.

Zunächst einige Worte über den zumal in der Thierwelt ausserordentlich weit verbreiteten, geschlechtlichen Dimorphismus.

Fast alle Thierarten kommen in einer männlichen und einer weiblichen Geschlechtsform vor. Diese unterscheiden sich nicht nur dadurch, dass sie Eier oder Samenfäden hervorbringen, von einander, sondern oft durch zahlreiche, mehr oder minder auffällige Einrichtungen an diesen oder jenen Körpertheilen, Einrichtungen, die als Sexualcharaktere bezeichnet werden. Ja, zuweilen ist der Unterschied zwischen männlicher und weiblicher Form so gross, dass der Systematiker, wenn er nicht mit ihrer Entwicklungsgeschichte bekannt ist, sie als Repräsentanten verschiedener Gattungen, Familien oder gar Ordnungen wegen der grossen Unterschiede in ihrer Form bestimmen würde.

Als ein Beispiel, auf welches schon Hensen und Weismann aufmerksam gemacht haben, diene die Gephyree Bonellia. Das Männchen ist etwa 100 mal kleiner als das Weibchen, in dessen Athemhöhle es nach Art eines Parasiten lebt, und sieht im Ganzen eher wie eine Turbellarie als wie eine Gephyree aus. Trotzdem gleichen sich beide nicht nur im Ei-, sondern auch noch im Larvenzustand, und erst mit dem Uebergang zur Geschlechtsreife bilden sich die beträchtlichen Unterschiede zwischen beiden For-

men aus. Aehnliches lehren die Cirrhipedien mit Zwergmännchen.

Trotzdem sind die einander bald mehr bald minder unähnlichen Geschlechtsthiere die Entwicklungsproducte einer und derselben Anlagesubstanz. Denn diese selbst ist von Haus aus geschlechtslos, d. h.: es giebt weder eine männliche, noch eine weibliche Form derselben. Das lehren die Erscheinungen der Vererbung bei der geschlechtlichen Zeugung, namentlich aber bei der Bastardbefruchtung. Durch Ei und Samenfaden werden sowohl vom männlichen als vom weiblichen Erzeuger herrührende Charaktere übertragen. Bei Thieren mit Jungfernzeugung bringen auf parthenogenetischem Wege entwickelte Eier zu bestimmten Zeiten theils männliche, theils weibliche Individuen hervor. Ob sich die eine oder andere Form entwickelt, hängt von äusseren Bedingungen, nicht aber von Unterschieden im Bau der Anlagesubstanz selbst ab, in derselben Weise, wie durch äussere (resp. correlative) Bedingungen entschieden wird, ob an einem Zweig eine Knospe zu einem Laub- oder Blüthenspross, zu einem Dorn oder einer Ranke etc. auswachsen wird. Einflüsse der Ernährung, der Temperatur und wahrscheinlich noch vielfach anderer Art bestimmen die Anlagesubstanz, sich in dieser oder jener Richtung zu entwickeln.

Der ausgezeichnete französische Experimentator Maupas ist bei Versuchen über die Bestimmung des Geschlechts zu sehr lehrreichen Ergebnissen bei Hydatina senta, einer Rotatorie, gelangt.

Bei Hydatina legen unter gewöhnlichen Verhältnissen manche Weibchen nur Eier, welche wieder Weibchen

hervorbringen, andere Individuen dagegen nur Eier, aus welchen sich ausschliesslich Männchen entwickeln. Der Experimentator kann indessen durch Erhöhung oder Erniedrigung der Temperatur zur Zeit, wenn bei jungen Thieren die Eibildung im Eierstock im Gang ist, bestimmen, dass sich die Entwicklungsrichtung später zum männlichen oder weiblichen Typus vollzieht. Nach dieser Zeit ist dann allerdings der Charakter des Eies weder durch Ernährungsweise noch durch Licht oder Temperatur abzuändern.

In einem Experiment, bei welchem fünf noch nicht erwachsene Weibchen von Hydatina bei Zimmertemperatur (26—28° C.) gehalten wurden, erhielt Maupas unter 104 Eiern nur 3%, welche sich zu Weibchen entwickelten, dagegen von fünf anderen Weibchen derselben Zucht, die in einen Kälteapparat gebracht wurden (14—15° C.), nicht weniger als 95%. In einer anderen Versuchsserie wurden junge Thiere zuerst einige Tage bei niederer, alsdann bis zum Tode bei höherer Temperatur gezüchtet. Im ersten Fall bringen sie fast ausschliesslich Weibchen (76%), im letzteren Männchen hervor (81%).

Ein Pendant zu den bei Hydatina erhaltenen Versuchsergebnissen liefern manche Pflanzen. — Melonen und Gurken, welche an demselben Stamm männliche und weibliche Blüthen erzeugen, entwickeln bei hoher Temperatur nur die männliche, im Schatten und bei Feuchtigkeit dagegen nur die weibliche Form.

Bei vielen Insecten mit Parthenogenese fällt die Entscheidung über das Geschlecht der sich entwickelnden Eier mit dem Akt der Befruchtung zusammen. So werden bei den Bienen unbefruchtete Eier zu Drohnen, befruchtete zu Weibchen u. s. w.

Auch noch in anderer Richtung gewährt der geschlecht-

liche Dimorphismus einen tiefen Einblick in die weitgehende Wechselbeziehung, die zwischen allen Theilen eines Organismus auf allen Stadien seiner Entwicklung besteht; denn frühzeitige Entfernung oder Entartung der Geschlechtsdrüsen verhindert, wie bei Säugethieren und Vögeln bekannt ist, die normale Ausbildung der secundären Geschlechtscharaktere, ja kann sogar zur Folge haben, dass Merkmale des entgegengesetzten Geschlechts zum Vorschein kommen. Alte Hennen werden hahnenfedrig; menschliche Castraten behalten die hohe Stimmlage und Eigenthümlichkeiten des Kehlkopfs des weiblichen Geschlechts etc.

Wie der geschlechtliche Dimorphismus, belehrt uns auch der Polymorphismus über den ungeheuren Einfluss, den äussere Bedingungen auf eine verschiedene correlative Entwicklung der Theile und dadurch auf die Formbildung ausüben.

Es verlohnt sich, gerade auf den Polymorphismus, der sich in gewissen Thierstaaten und Thierstöcken zwischen den einzelnen Individuen in höchstem Maasse ausgebildet hat, noch etwas genauer einzugehen, einmal, weil dieses Thema soeben den Gegenstand einer wichtigen Controverse zwischen Weismann und Herbert Spencer geliefert hat, und zweitens, weil es auch geeignet ist, noch weiteres Licht auf die Verschiedenheit zu werfen, die zwischen der von Weismann und mir vertretenen Auffassung des organischen Entwicklungsprocesses herrscht.

Bei den staatenbildenden Insecten entstehen aus den Eiern ausser der männlichen und weiblichen Geschlechtsform auch noch geschlechtslose Individuen, die sogenannten Neutra, welche unter Umständen von beiden sehr erheblich abweichen können sowohl in ihrer Gestalt als auch besonders in ihren socialen Instincten.

Bei den Bienen haben wir die Königinnen, geschlechtsreif gewordene Weibchen, die Arbeiterinnen, bei denen die weiblichen Geschlechtstheile verkümmert und dieser und jener Körpertheil, der Stachel, die Flügel, die Hinterbeine mit ihren Anhängen zum Pollensammeln eigenartig gestaltet sind, endlich die männlichen Bienen oder die Drohnen.

Noch grössere Unterschiede von einander zeigen die verschiedenen Glieder vieler Ameisen- und Termitenstaaten. Ausser männlichen und weiblichen Individuen giebt es hier auch geschlechtslose Arbeiterinnen, die bei vielen Arten noch dazu in zwei Formen auftreten, als gewöhnliche Arbeiterinnen und als Soldaten. Die Abweichungen der drei oder vier Formen unter einander äussern sich oft durch beträchtliche Unterschiede in ihrer Grösse, im Vorhandensein oder Fehlen der Flügel, in Unterschieden der Sinneswerkzeuge, des Gehirns, des Baues des Kopfes etc. Bei der gewöhnlichen Rasenameise, Solenopsis fugax, hat zum Beispiel das Männchen, wie Weismann nach Angaben von Forel citirt, mehr als 400 Facetten, das Weibchen etwa 200 und die Arbeiterin nur 6—9. Manche Soldaten besitzen einen ungewöhnlich grossen und schweren Kopf mit kräftig entwickelten Kiefern, in Folge dessen auch die dazu gehörige Muskulatur eine sehr kräftige ist.

Da nun Arbeiterinnen und Soldaten sich wegen Verkümmerung ihrer Geschlechtsorgane nicht mehr durch sich selbst fortpflanzen können, müssen sich die drei oder vier Formzustände eines Ameisenstaates aus den Eiern entwickeln, die von den allein fruchtbaren Weibchen gelegt werden. Weismann findet hierin den schlagendsten Beweis für die Allmacht der Naturzüchtung, und ich glaube wohl hinzufügen zu dürfen, auch für seine

Determinantenlehre. Er sagt: „Es giebt glücklicherweise Thierformen, welche sich nicht fortpflanzen, sondern immer wieder von Neuem von Eltern hervorgebracht werden, die ihnen nicht gleichen, und diese Thiere, die also nichts vererben können, haben sich trotzdem im Laufe der Erdgeschichte verändert, haben überflüssige Theile eingebüsst, andere vergrössert und umgestaltet, und diese Umgestaltungen sind zuweilen sehr bedeutende und verlangen die Veränderung vieler Theile des Körpers, weil diese Theile sich nach ihnen richten, mit ihnen in Harmonie stehen müssen." „Alle diese Veränderungen können nicht auf der Vererbung functioneller Abänderungen beruhen, da Arbeiterinnen sich nicht oder doch nur ganz ausnahmsweise fortpflanzen, sie können also nur durch Selection der Ameiseneltern entstanden sein, d. h. dadurch, dass immer diejenigen Eltern am meisten Aussicht auf Erhaltung ihrer Kolonie hatten, welche die besten Arbeiterinnen hervorbrachten; keine andere Erklärung ist denkbar. Darauf aber gerade, dass keine andere Erklärung denkbar ist, beruht überhaupt die Nothwendigkeit für uns, das Princip der Naturzüchtung anzunehmen."

Nach Weismann's Vorstellung „wird jeder Theil des Ameisenkörpers, der bei Männchen, Weibchen und Arbeiterinnen verschieden gebaut ist, durch dreifache (resp. vierfache) vicariirende Determinanten im Keimplasma vertreten sein, von denen immer nur eine bei der Entwicklung eines Eies zur Geltung, d. h. zur Ausbildung des betreffenden Körpertheils gelangt, die anderen aber inactiv bleiben!" Diesen Bau des Keimplasmas lässt Weismann durch Selection geschaffen werden. „Denn beim Ameisenstaat können die unfruchtbaren Individuen oder Organe des

Stockes nur durch Selection des Keimplasmas abgeändert werden, aus dem der ganze Stock hervorgegangen ist. In Bezug auf Selection verhält sich der ganze Stock wie ein einziges Individuum; der Stock wird selectirt, nicht die einzelnen Individuen, und seine Individuenarten verhalten sich dabei ganz wie die Theile eines einzelnen Individuums bei der gewöhnlichen Selection."

Nach der Stellung, welche ich in dieser Abhandlung zur Keimplasmatheorie und zur Determinantenlehre eingenommen habe, liegt es auf der Hand, dass ich mit der hier gegebenen Erklärung der Thatsachen nicht übereinstimmen kann. Zwar bezeichnet Weismann diese Erklärung als die einzig mögliche, die man denkbarer Weise geben könne. „Denn für Anpassungen, meint er, seien überhaupt für den Naturforscher nur zwei Möglichkeiten à priori vorhanden, nämlich die Vererbung functioneller Anpassung und Naturzüchtung. Da nun die erstere (wegen der Unfruchtbarkeit der Arbeiterinnen und Soldaten) hier ausgeschlossen werden könne, so bleibe nur die zweite übrig."

Verhält es sich in Wirklichkeit so mit der von Weismann gestellten Alternative? Bleibt dem Naturforscher keine andere Wahl frei?

Als ich die durch die Freundlichkeit des Verfassers mir zugesandte „Allmacht der Naturzüchtung" las, war ich keinen Augenblick in Zweifel, dass das für die Erklärung der verschiedenen Formen der Insectenstaaten gegebene „Entweder, oder" überhaupt nicht zutrifft. Denn es lässt sich noch in einer dritten Richtung, die Weismann ganz unberücksichtigt gelassen hat, eine Erklärung geben, und diese Erklärung ist gewissermassen der Inhalt meiner ganzen Abhandlung: „Unter verschiedenen äusseren Ein-

flüssen kann sich dieselbe Anlage zu verschiedenen Endproducten entwickeln."

Es freut mich, dafs diese Erklärung gleichzeitig von zwei verschiedenen Forschern, von Herbert Spencer und von Emery, als Antwort auf Weismann's „Allmacht der Naturzüchtung" gegeben worden ist. Sowohl Emery, ein Specialkenner der Ameisenmorphologie, als Herbert Spencer, gestützt auf Angaben mehrerer englischer Naturforscher, suchen den Nachweis zu führen, dafs die Verschiedenheiten der Individuen eines Bienen-, Ameisen- oder Termitenstaates lediglich hervorgerufen werden durch äussere Einflüsse, welchen die Eier in Bezug auf Wohnung und Nahrung während ihrer Entwicklung ausgesetzt werden.

Wie durch Beobachtung und Experiment festgestellt ist, sind die befruchteten Eier der Bienenkönigin fähig, sowohl Arbeiterinnen als wieder Königinnen zu werden. Es hängt dies lediglich davon ab, in welche Zellen des Bienenkorbes die Eier gebracht und in welcher Weise sie ernährt werden. In besonders grossen Zellen (Weichselwiegen) und bei reichlicher Ernährung werden sie zu Königinnen, bei knapper Kost in engeren Zellen zu Arbeiterinnen. Es können sogar nachträglich Larven von Arbeiterinnen durch reichlicheres Futter, wenn es noch zeitig genug geboten wird, in Königinnen umgewandelt werden.

In ähnlicher Weise lässt sich die Verschiedenheit bei Termiten und Ameisen, wie sich Emery ausdrückt, als ein Nahrungspolymorphismus erklären. So ist für die Termiten dem italienischen Zoologen Grassi der Nachweis gelungen, dass diese Thiere es in ihrer Macht haben, die Zahlenverhältnisse der Arbeiter und Soldaten zu reguliren und letztere je nach

Bedürfniss zu züchten, ebenso wie sie die Geschlechtsreife anderer Individuen durch eine entsprechende Nahrung zur Erzeugung von Ersatzgeschlechtsthieren beschleunigen können.

Auch den Polymorphismus erklärt Emery aus allgemeinen Wachsthumsgesetzen des Insectenorganismus unter dem Einfluss verschiedener Bedingungen. Nach ihm beruht „die Arbeiterbildung auf einer besonderen Reactionsfähigkeit des Keimplasmas, welches auf die Einführung oder auf den Mangel gewisser Nährstoffe durch raschere Ausbildung gewisser Körpertheile und Zurückbleiben anderer in ihrer Entwicklung antwortet. Arbeiternahrung muss die Kiefer- und Gehirnentwicklung gegen die der Flügel und der Geschlechtstheile bevorzugen, Königinnennahrung umgekehrt." Zwischen der Verkümmerung der Geschlechtsdrüsen und der stärkeren Ausbildung des Kopfes findet eine Correlation statt, gerade so wie bei den Wirbelthieren zwischen der Entwicklung der Geschlechtsdrüsen und manchen secundären Sexualcharakteren. „Die Eigenschaften, durch welche sich die Arbeiter von den entsprechenden Geschlechtsthieren unterscheiden, sind also nicht angeboren, sondern nachträglich erworben."

Genau dieselbe Erklärung, wie Emery, hat gleichzeitig und unabhängig von ihm Herbert Spencer gegeben. Bei dieser Gelegenheit hat derselbe das von den Thierstaaten gelieferte Thatsachenmaterial auch noch zu einer treffenden Widerlegung der Weismann'schen Determinantenlehre benutzt. Durch sorgfältige Beobachter (Ch. Darwin, Emery etc.) wird nämlich angegeben, dass bei manchen Arten der Ameisen die verschiedenen

extremen Individuen durch Zwischenformen allmählich in einander übergehen (viele Myrmiciden, die meisten Camponotiden, Azteca nach Emery). Uebergänge finden sich sowohl in Bezug auf die Grössenverhältnisse, als auch hinsichtlich der Verkümmerung der Geschlechtsorgane und auch hinsichtlich der sehr verschiedenen Structur ihrer Kiefer etc.

Spencer erklärt die Zwischenformen, was ich auch für richtig halte, dadurch, dass die Entziehung der Nahrung bei allen Eiern nicht zur selben Zeit während ihrer Entwicklung stattgefunden hat („it must happen that the stoppage of feeding will be indefinite"). Somit bieten die Zwischenformen für die Theorie der unmittelbaren Bewirkung nicht die geringste Schwierigkeit. Wie kann sich aber die Determinantenlehre mit ihnen abfinden?

„Wenn Weismann consequent sein will," bemerkt hierzu Spencer, „muss er sagen, dass jede der Zwischenformen der Arbeiter ihre besondere Reihe von Determinanten haben muss, welche eine entsprechende Reihe von Modificationen der Organe verursacht; denn er kann nicht annehmen, dass, während vollkommene Weibchen und die extremen Arbeitertypen ihre verschiedenen Reihen von Determinanten haben, die Zwischenformen sie nicht haben. Daher werden wir zu dem sonderbaren Schluss genötigt, dass zu den deutlich unterschiedenen Reihen von Determinanten noch, um die Zwischenformen hervorzurufen, manche andere weniger unterschiedene Reihen — ein Schock oder mehr Arten von Keimplasmen zu den vier Hauptarten — hinzukommen müssen. Ausserdem führt eine Ueberlegung zu dem noch viel merkwürdigeren Schluss, dass diese zahlreichen Arten von Keimplasmen, welche die

zahlreichen Zwischenformen erzeugen, nicht nur unnöthig, sondern sogar schädlich sind, dass sie Formen erzeugen, die nicht gut angepasst sind für eine der Functionen, die von den extremen Formen ausgeübt werden. Die Nutzanwendung ist, dass Naturzüchtung diese unvortheilhaften Formen geschaffen hat! Wenn aber Weismann, um diesem nothwendigen Selbstmord zu entrinnen, den Schluss annimmt, dass die Verschiedenheiten zwischen den zahlreichen Zwischenformen durch beschränkte Fütterung der Larven auf verschiedenen Stadien bedingt sind, dann ist er auch zur Annahme verpflichtet, dass die Verschiedenheiten zwischen den extremen Formen und zwischen diesen und den vollkommenen Weibchen in ähnlicher Weise verursacht sind. Thut er dies, was wird dann aus seiner Hypothese, dass die verschiedenen Kasten constitutionell verschieden und das Resultat der Wirkung natürlicher Zuchtwahl sind?"

Nach den von mir ausführlich entwickelten Gedankengängen habe ich zu der Kritik von Spencer kaum noch etwas hinzuzufügen. Es handelt sich bei dem ganzen Verfahren von Weismann auch hier um den schon mehrfach betonten principiellen Fehler, dass Weismann etwas, was als äussere Bedingung zum Entwicklungsprocess hinzutritt, in die Anlage selbst als einen ihrer Bestandtheile hinein verlegt, also den wichtigen Unterschied zwischen Anlage und Bedingung ganz übersehen hat.

Für mich hat die Natur in den polymorphen Thierstaaten gleichsam eine Reihe höchst wichtiger Experimente angestellt, welche deutlich lehren, dass dieselbe Anlagesubstanz unter dem Einfluss verschiedener äusserer Bedingungen sehr verschiedenartige Formen aus sich erzeugen kann. Wenn aus der indifferenten An-

lagesubstanz eines Insecteneies je nach diesem oder jenem Einfluss ein männliches oder weibliches Thier oder eine Arbeiter- oder Soldatenform hervorgeht, so ist dieser Process principiell nichts anderes und bietet für das Verständniss keine im Princip grösseren Schwierigkeiten dar, als wenn der Experimentator an einer Pflanze aus einer indifferenten Knospe je nach den Bedingungen einen Laub- oder Blütenspross, einen Dorn oder eine Wurzel hervorrufen kann, oder wenn er durch einen Einschnitt bei Cerianthus einen zweiten und dritten Mund mit Tentakelkränzen oder bei Cione einen Mund garnirt mit Augenflecken willkürlich entstehen lässt.

---

Nachdem wir durch die vorausgegangenen Betrachtungen glauben festgestellt zu haben, dass zahlreiche Verhältnisse, welche Weismann als Determinanten in die Eizelle selbst verlegt hat, vielmehr ausserhalb derselben zu suchen sind; nachdem ferner die hauptsächlichsten Factoren des Entwicklungsprocesses in ihrer Bedeutung besprochen worden sind, 1) die Vermehrung der Zellen durch Theilung (Function des Wachsthums als formbildendes Princip); 2) die Beziehungen der Zellen zur äusseren Umgebung (Functionen des Ortes im weitesten Sinne) und 3) die Wechselbeziehungen der Theile eines Ganzen (Zellen, Gewebe und Organe) zu einander und zum Ganzen (correlative Entwicklung), wäre jetzt noch etwas näher auf die Frage einzugehen, in wie weit denn schliesslich die Anlagesubstanz der Zelle selbst auf den Entwicklungsgang des Ganzen bestimmend einwirkt. Hier ist denn vor allen Dingen als der Zelle eigenthümlich hervorzuheben die specifische Art und Weise, mit welcher sie auf die verschiedenen sie treffenden Reize unter den verschiedenen

Bedingungen reagirt. Gleiche Reize rufen bei verschiedenen Organismen oft eine sehr verschiedene Reizwirkung hervor. Dieser Unterschied kann naturgemäss von nichts Anderem als von der verschiedenen Natur (von der verschiedenen Micellarstructur) der reizbaren Substanz bedingt sein.

In treffender Weise bemerkt hierzu Sachs:

„Wenn die gleiche äussere Ursache genau entgegengesetzte Effecte an einem Organ hervorruft, so kann die Erklärung dafür eben nur in der verschiedenen Structur der Organe gesucht werden: Wenn ein Organ bei einseitiger Beleuchtung sich auf der der Lichtquelle zugekehrten Seite concav, ein anderes dagegen sich convex krümmt, so kann die Ursache nur in der inneren Structur des Organs liegen. Aber gerade auf derartigen Verschiedenheiten der Structur beruht überhaupt die grosse Mannigfaltigkeit der Reactionen, welche die verschiedensten Pflanzenorgane gegenüber gleichen äusseren Einflüssen geltend machen, und im Grunde hängt Alles, was wir die Biologie, die Lebensweise der Organismen nennen, davon ab, dass verschiedene Organe gegen gleichartige äussere Einwirkungen verschieden reagiren, verschieden nicht nur in qualitativer, sondern auch in quantitativer Hinsicht mit feinsten Abstufungen in beiden Fällen.“

So entwickeln sich zum Beispiel unter dem Einfluss des Bodens und der Schwerkraft bei den Keimen der Pflanzen Wurzeln am basalen Ende. Von der specifischen Structur der organischen Substanz der einzelnen Arten aber hängt es ab, in welcher besonderen Form sich das ganze Wurzelsystem ausbildet, ob es sich oberflächlich im Boden ausbreitet oder mehr in die Tiefe hinabsenkt, ob die

Wurzeln ein rascheres oder langsameres Wachsthum zeigen, ob sie diese oder jene Verzweigungsform annehmen, ob sie besondere Organe wie Knollen etc. an sich zur Ausbildung bringen.

Auch von unserem Standpunkt aus bedürfen wir zur Erklärung des Entwicklungsprocesses der einzelnen Organismenarten verschiedener Arten von Anlagesubstanzen, die eine ausserordentlich hohe Organisation besitzen und vermöge derselben in specifischer, das heisst: ihrer Art entsprechender Weise auf das Feinste auf alle äusseren und inneren Reize reagiren, von denen sie an den verschiedenen Punkten des durch Zelltheilung wachsenden Organismus getroffen werden.

In diesem Sinne können wir mit Nägeli sagen: „Die Eizellen enthalten alle wesentlichen Merkmale ebenso gut wie der ausgebildete Organismus, und als Eizellen unterscheiden sich die Organismen nicht minder von einander als im entwickelten Zustande. In dem Hühnerei ist die Species ebenso vollständig enthalten als im Huhn, und das Hühnerei ist von dem Froschei ebenso weit verschieden, als das Huhn vom Frosch.“ Wie Mensch, Nagethier, Wiederkäuer und wirbelloses Thier in ihrer Organisation mehr oder minder tiefgreifende, uns äusserlich wahrnehmbare Unterschiede darbieten, so müssen auch die von ihnen abstammenden Geschlechtszellen, in sofern sie die Anlagen des späteren ausgebildeten Zustandes darstellen, durch die Beschaffenheit der Anlagen in entsprechender Weise von einander unterschieden sein, nur dass die unterscheidenden Momente jetzt auf einem unserer Wahrnehmung noch verschlossenen Gebiete liegen.

In der Annahme einer specifisch und zwar schon sehr hoch organisirten Anlagesubstanz als Ausgang für die Entwicklung stimmen wir mit den Evolutionisten überein; aber wir haben im Besonderen von dieser Substanz eine ganz andere Vorstellung als sie, indem wir ihr nur Eigenschaften, die mit dem Begriff und dem Charakter der Zelle zu vereinbaren sind, nicht aber die zahllosen Eigenschaften zuschreiben, die erst durch Vereinigung vieler Zellen unter Mitwirkung äusserer Bedingungen hervorgerufen werden.

Haacke hat in seinem kürzlich erschienenen Buch: Gestaltung und Vererbung, einen Zweifel laut werden lassen, ob nicht meine Auffassung der Entwicklung selbst eine praeformistische sei: „Für den Begriff des Praeformismus komme es nicht darauf an, dass man im Keim ein mikroskopisches Abbild des fertigen Organismus erblickt, sondern man brauche nur, wie Hertwig es thut, eine vorgebildete Anordnung qualitativ vorgebildeter Idioblasten in der Gesammtanlage anzunehmen, um mit vollen Segeln in den Hafen des Praeformismus hineinzusteuern."

Dem gegenüber kann ich nur betonen, dass meine Stellung eine vermittelnde ist, ebenso wie die Stellung von Nägeli, von de Vries, Driesch u. A., indem wir, was in der Lehre von der Evolution und Epigenese gut und brauchbar ist, aus beiden herauszuziehen und zu verschmelzen gesucht haben.

Evolutionistisch kann man die Theorie nennen, weil sie als Grundlage des Entwicklungsprocesses schon eine specifisch und hoch organisirte Anlagesubstanz annimmt, epigene-

tisch dagegen ist sie, in sofern nur durch Erfüllung zahlloser Bedingungen, zu denen ich namentlich auch die mit der ersten Zelltheilung beginnenden chemischen Processe hinzurechne, die Anlage allmählich von Stufe zu Stufe sich umgestaltend wächst, um schliesslich zum fertigen Entwicklungsproduct zu werden, das von seiner ersten Anlage so verschieden ist, wie die ausgebildete Pflanze und das ausgebildete Thier von der sie aufbauenden Zelle.

Um meine Vorstellung von der Natur des organischen Entwicklungsprocesses, besonders von dem Verhältniss zwischen Anlage und Anlageproduct noch klarer zu stellen, komme ich zum Schluss auf den schon einmal gemachten Vergleich des menschlichen Staates mit einem Organismus zurück.

Wie der Mensch aus der Eizelle auf dem Wege der Vermehrung und Differenzirung der Zellen entsteht, so hat der menschliche Staat, als ein noch höher zusammengesetzter Organismus wieder den einzelnen Menschen zum Ausgangspunkt und zur Grundlage.

Was man als Cultur und Civilisation bezeichnet, ist ein wunderbar complicirtes Product, entstanden durch das Zusammenwirken vieler gesellschaftlich verbundener Menschen. Lediglich durch ihre Vervielfältigung und Vereinigung haben die Menschen im Staat eine höhere Mannigfaltigkeit erzeugt, die der auf sich angewiesene Mensch nie aus seinen Eigenschaften hätte entwickeln können, welche aber entstanden ist, sowie dieselben Eigenschaften vieler Menschen combinirt zur Wirkung gebracht worden sind.

In derselben Weise ist die auf Wachsthum und Zellbildung beruhende Potenzirung der Eizelle zugleich auch

die unerschöpfliche Ursache für Hervorbringung neuer Mannigfaltigkeit, indem die sich vermehrenden, zu einem höheren Ganzen verbundenen Einzelsysteme in immer neue und verschiedenartige Beziehungen zu einander treten und so den Ausgang für neue Kraftcombinationen, für neue Eigenschaften abgeben.

In beiden Fällen beruht der Entwicklungsprocess hier der Eizelle zum Menschen, dort des Menschen zum Staat auf Epigenese und nicht auf Evolution.

Der Vergleich lässt sich noch nach verschiedenen Richtungen mehr ins Einzelne verfolgen.

Die mannigfaltigere und höhere Organisation in der menschlichen Gesellschaft wird dadurch erreicht, dass von den zahlreichen Einzelindividuen mit ihren verschiedenen menschlichen Anlagen das eine mehr diese, ein anderes mehr jene Anlagen ausbildet und dementsprechend auch verschiedene Leistungen verrichtet. Die besondere Differenzirung, welcher das Einzelindividuum unterliegt, wird vorzugsweise durch die besondere Stellung, welche es in dem grösseren Ganzen einnimmt, nicht aber durch eine besondere, ihm von Hause aus zukommende, wesentlich verschiedene Organisation hervorgerufen. Neben den zur Ausbildung vorzugsweise gelangten Anlagen bleiben noch die anderen dem Menschen eigenthümlichen Anlagen in mehr oder minder schlummerndem Zustande bestehen, die unter anderen Bedingungen, unter anderen Lebensverhältnissen zur Entfaltung gelangen können.

In ähnlicher Weise erfolgt die Differenzirung im vielzelligen Organismus. Von den zahlreichen Anlagen, welche von Haus aus jede Zelle durch erbgleiche Theilung vom Ei erhalten hat, lässt sie bald diese bald jene zur Entfaltung kommen, je nach dem Ort, an welchen sie während

des Entwicklungsprocesses im Bereich des Gesammtorganismus gebracht wird, und je nach den besonderen Beziehungen, in welchen sie sich hierdurch zum Ganzen befindet. So nimmt sie hier den Charakter der Oberhaut-, dort der Darmdrüsenzelle, hier der Muskel-, dort der Sinnes- und Nervenzelle an; hier vermittelt sie als Blutzelle die Ernährung und Athmung, dort dient sie als Knorpel und Knochen zur Stütze.

So wird der Zelle während des Entwicklungsprocesses von Aussen heraus, durch ihr besonderes Lageverhältniss zum Ganzen, nicht aber von Innen heraus im Sinne der Determinantenlehre allmählich ein besonderer Charakter aufgeprägt. Sie entwickelt die Eigenschaften, die ihr Verhältniss zur Aussenwelt und ihre Stellung im Gesammtorganismus erfordert.

Hierbei muss noch besonders hervorgehoben werden, dass die Unterordnung der Zellen unter das Ganze bei den zusammengesetzten Thieren und Pflanzen eine unendlich viel grössere ist als im menschlichen Staat. Denn in diesem erscheinen die einzelnen Individuen räumlich vollständig von einander getrennt und selbstständig und werden nur durch sociale Beziehungen mit einander verbunden. Wenn man trotzdem sieht, wie in einem menschlichen Culturstaat das anscheinend so souveräne Individuum doch Schritt für Schritt in seinen Handlungen bedingt wird, wie jede Veränderung im Gesammtzustand des Staates auf Stimmungen, Willensentschliessungen, Lebensweise (Wohnung, Nahrung, Unterricht, Gesundheit) desselben seinen Einfluss ausübt, wie viel mehr muss diese Beherrschung vom Ganzen und die Unterordnung unter dasselbe beim pflanzlichen und thierischen Organismus der Fall sein, wo wir Zelle unmittelbar an Zelle angrenzen, ja in den meisten

Fällen sogar durch protoplasmatische Verbindungen unmittelbar stofflich in einander übergehen sehen. Hier erscheint die Selbständigkeit der Zellen als Elementarorganismen so aufgehoben, dass sie nur noch als untergeordnete, in Abhängigkeit vom Ganzen functionirende Theile erscheinen.

Und noch ein Punkt wird durch unseren Vergleich in ein helleres Licht gestellt, nämlich das Verhältniss zwischen der specifischen Natur der Anlage auf der einen und des Anlageproductes auf der anderen Seite.

*Die abweichende Organisation und Beschaffenheit verschiedener Thierstaaten lässt sich erklären aus den Besonderheiten der Thierarten, aus welchen sie sich aufbauen:* der Bienen- oder Ameisenstaat aus den Eigenschaften der Bienen und Ameisen, der menschliche Staat aus den Eigenschaften des Menschen; und letzterer fällt wieder verschieden aus, je nachdem Romanen, Germanen, Slawen, Türken, Chinesen, Neger etc. sein Bildungsmaterial sind. *So hängt es auch von der specifischen Organisation der Zelle ab, welche Thierart aus ihr entstehen wird.*

Indem unsere Theorie eine hoch und specifisch organisirte Anlagesubstanz verlangt, diese selbst aber sich auf epigenetischem Wege in der genauer auseinandergesetzten Weise zum Endproduct umwandeln lässt, wird durch sie der Gegensatz zwischen Evolution und Epigenese in einem gewissen Maasse ausgeglichen, jener Gegensatz, der in früheren Jahrhunderten in schroffster Weise ausgeprägt war.

Im Uebrigen überlässt es unsere Theorie der Forschung, für alle die zahllosen Einzelprobleme, welche der Entwicklungsprocess eines Organismus enthält, nach einer Erklärung zu suchen. In diesem Punkte unterscheidet sie sich von der Determinantenlehre *Weismann's*, welche

uns gleich ein geschlossenes System bietet, in welchem sich für alles und jedes eine formale Erklärung findet. Allerdings ist, bei Lichte betrachtet, diese Art der Erklärung mehr ein Verzicht auf eine Erklärung. Denn es wird mit Formeln und Zeichen erklärt, die sich der Wahrnehmung und dem Experimente entziehen und daher nicht Gegenstand einer objectiven Forschung sein können. Mit denselben wird aber nicht mehr als eine Umschreibung dessen gegeben, was sich unter unseren Augen in der Entwicklung vollzieht. Um mehr als eine blosse Umschreibung zu sein, müsste die Erklärung im Stande sein, zu zeigen, wie in jedem Fall die Biophoren und Determinanten und Idanten und Ahnenplasmen beschaffen und in der Architektur des Keimplasma angeordnet sein müssen, damit die Entwicklung einer Eizelle in dieser oder jener Weise ablaufen muss. Sie müsste uns wenigstens die Möglichkeit eröffnen, das Beispiel der Chemiker mit ihren Structurformeln nachzuahmen. Niemand wird bei dem jetzigen Stand unseres Wissens einen solchen Weg für aussichtsvoll halten. Die Determinantenlehre hat die Räthsel, welche wir durch Untersuchung der Eigenschaften der sichtbaren Formen wenigstens theilweise zu enthüllen hoffen dürfen, einfach auf ein unsichtbares Gebiet hinübergespielt, auf welchem es für die Forschung überhaupt keinen Angriffspunkt giebt. So bleibt sie ihrem ganzen Wesen nach unfruchtbar für die Forschung, welcher sie keinen gangbaren Weg zu weisen im Stande ist; sie gleicht in dieser Beziehung ihrer Vorläuferin, der Präformationstheorie des 18ten Jahrhunderts.

## Anmerkungen und Literaturnachweise.

1) (S. 4). Caspar Friedr. Wolff, Theoria generationis 1759, auch Deutsch herausgegeben.

2) (S. 6). Wilhelm Roux, Zur Orientirung über einige Probleme der embryonalen Entwicklung. Zeitschrift für Biologie. Bd. XXI. 1885.

3) (S. 8). Die unseren Gegenstand betreffenden Schriften Weismann's, auf welche in dieser Abhandlung öfters Bezug genommen wird, sind folgende: Weismann, Ueber die Dauer des Lebens 1881. Ueber Vererbung 1883. Ueber Leben und Tod 1884. Die Continuität des Keimplasmas als Grundlage einer Theorie der Vererbung 1885. Zur Frage nach der Unsterblichkeit der Einzelligen. Biologisches Centralblatt. Bd. IV. 1884/85. Ueber die Zahl der Richtungskörper und über ihre Bedeutung für die Vererbung 1887. Das Keimplasma. Eine Theorie der Vererbung 1892. Die Allmacht der Naturzüchtung. Eine Erwiderung an Herbert Spencer 1893.

4) (S. 12). Ideengänge, deren consequente Weiterentwicklung in dieser Schrift versucht wird, findet man besonders in folgenden, von mir oder gemeinsam mit Richard Hertwig herausgegebenen Abhandlungen: 1) Oscar und Richard Hertwig, Die Actinien, anatomisch und histologisch mit besonderer Berücksichtigung des Centralnervensystems untersucht. Jena 1879. S. A. 203—217. 2) Oscar Hertwig, Das Problem der Befruchtung und der Iso-

tropie des Eies, eine Theorie der Vererbung. Jena 1884. 3) Vergleich der Ei- und Samenbildung bei Nematoden. Arch. f. mikrosk. Anatomie. Bd. XXXVI. 1890. S. bes.: Zweiter Abschnitt. Celluläre Streitfragen. S. 77—128. 4) Urmund und Spina bifida. Eine vergleichend morphologische, teratologische Studie an missgebildeten Froscheiern. Arch. f. mikrosk. Anatomie. Bd. XXXIX. 1892. S. bes. S. 476—492. Unter welchen Bedingungen können aus einer einfachen Eizelle mehrfache Anlagen hervorgehen? 5) Aeltere und neuere Entwicklungstheorien. Ein Vortrag. Berlin 1892. 6) Die Zelle und die Gewebe. Grundzüge der allgemeinen Anatomie und Physiologie 1893. Bes. Kapitel IX: Die Zelle als Anlage eines Organismus (Vererbungstheorien). 7) Ueber den Werth der ersten Furchungszellen für die Organbildung des Embryo. Arch. f. mikrosk. Anatomie. Bd. XLII. 1893.

Von Forschern, welche sich besonders mit der Theorie der organischen Entwicklung beschäftigt haben, und auf welche bald hier bald da von mir Bezug genommen wird, nenne ich: Herbert Spencer, Die Principien der Biologie. Uebersetzt von Vetter 1876. Darwin, Provisorische Hypothese der Pangenesis in: Das Variiren der Thiere und Pflanzen im Zustande der Domestication. Bd. II. Kap. 27. Haeckel, Die Perigenesis der Plastidule. Weismann l. c. Anm. 3. C. v. Nägeli, Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre. München 1884. Strasburger, Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen als Grundlage für eine Theorie der Zeugung 1884. H. de Vries, Intracellulare Pangenesis. W. His, Unsere Körperform und das physiologische Problem ihrer Entstehung 1874. W. Roux l. c. Anm. 2 und 8 (Mosaiktheorie). Driesch l. c. Anm. 7.

5) (S. 28). Gegen die Weismann'schen Hypothesen haben sich schon entschieden ausgesprochen: 1) W. Haacke, Gestaltung und Vererbung. Leipzig 1893. 2) Herbert Spencer: A rejoinder to Professor Weismann, Contemporary review 1893. 3) Romanes, Eine kritische Darstellung der Weismann'schen Theorie 1893.

6) (S. 31). Trotz der Einwände von Bergh, Verworn, Haacke halte ich nach wie vor an der Hypothese fest, dass im Kern der Geschlechtszellen die Erbmasse oder Anlagesubstanz (Idioplasma) enthalten ist, und ich begründe diese Hypothese namentlich durch die in meinem Lehrbuch die Zelle (S. 276) auseinandergesetzten vier Gesichtspunkte: 1) Die Aequivalenz der männlichen und der weiblichen Erbmasse. 2) Die gleichwerthige Vertheilung der

sich vermehrenden Erbmasse auf die aus dem befruchteten Ei hervorgehenden Zellen. 3) Die Verhütung der Summirung der Erbmasse. 4) Die Isotropie des Protoplasma.

Unter Isotropie des Protoplasma verstehe ich mit **Pflüger** die Erscheinung, dass im Dotter des Eies keine besonderen organbildenden Keimbezirke vorhanden sind, sondern dass ein bestimmtes Stück Dottersubstanz je nach den Bedingungen in verschiedener Weise für den Aufbau des Embryo verwandt werden kann. Der Satz von der Isotropie ist also nur die Negation der von **His** ausgebildeten Lehre der organbildenden Keimbezirke, und insofern verträgt er sich recht wohl, ohne seine Berechtigung zu verlieren, mit der Thatsache, dass viele Eier polar differenzirt sind und dass andere vielleicht sogar eine ausgeprägt bilateral symmetrische Organisation besitzen, und dass durch diese Differenzirungen des Eiinhaltes der Ablauf der ersten Entwicklungsprocesse sein ganz bestimmtes Gepräge erhält.

Als ein fünfter Gesichtspunkt zu Gunsten der Hypothese, dass der Kern der Träger der Anlagesubstanz ist, lässt sich auch noch die Thatsache verwenden, dass bis zum Beginne der histologischen Differenzirung der ganze Entwicklungsprocess des Eies vorzugsweise nur in einer continuirlichen Vermehrung der Kernsubstanz und in einer gesetzmässigen Vertheilung der Kerne im Eiraum besteht, wobei sich die Dottermasse zu Zellen um sie absondert. Man vergleiche S. 89—96 und S. 101—102.

7) (S. 47). In dem Abschnitt über Heteromorphose beziehe ich mich auf folgende, der neuesten Zeit angehörige Schriften: **Loeb**, Untersuchungen zur physiologischen Morphologie der Thiere. Organbildung und Wachsthum. Heft 1 und 2. 1891 und 1892. **H. de Vries**, Intracellulare Pangenesis 1889. **H. Driesch**, Entwicklungsmechanische Studien. I—VI. Zeitschrift f. wissenschaftl. Zool. Bd. LIII, LV. **Derselbe**, Zur Theorie der thierischen Formbildung. Biologisches Centralblatt. Bd. XIII. 1893. **Chabry**, Contribution à l'embryologie normale et tératologique des Ascidies simples. Journ. de l'anat. et de physiol. 1887. **Wilson**, Amphioxus and the mosaik theory. Journal of Morph. 1893. Auch anatomischer Anzeiger 1892.

8) (S. 54). Die Mosaiktheorie wurde von **Roux** experimentell zu begründen versucht in der Schrift: Ueber die künstliche Hervorbringung halber Embryonen durch Zerstörung einer der beiden ersten Furchungskugeln, sowie über die Nachentwicklung (Post-

generation) der fehlenden Körperhälfte. Virchow's Archiv. Bd. CXIV. 1888.

Gegenüber den von Driesch und mir erhobenen Einwürfen sucht Roux seine Mosaiktheorie zu vertheidigen in den Aufsätzen: 1) Ueber das entwicklungsmechanische Vermögen jeder der beiden ersten Furchungszellen des Eies. Verhandl. der anat. Gesellsch. der 6ten Versamml. in Wien 1892. 2) Ueber Mosaikarbeit und neuere Entwicklungshypothesen. Anatomische Hefte von Merkel und Bonnet 1893. Ferner im biologischen Centralblatt 1893; im anatom. Anzeiger 1893 und schliesslich zuletzt in der Gegenschrift: Die Methoden zur Erzeugung halber Froschembryonen und zum Nachweis der Beziehung der ersten Furchungsebenen des Froscheies zur Medianebene des Embryo. Anatom. Anzeiger 1894 Nr. 8 und 9.

Wenn Roux sich in dieser letzteren Schrift verwahrt, in die Reihe der Evolutionisten gerechnet zu werden, so muss er seine Mosaiktheorie, den Gegenstand unserer Controverse, fallen lassen, was bis jetzt noch nicht geschehen ist. Meinen Standpunkt in der Sache glaube ich in dem vorliegenden Essay jetzt auch in theoretischer Hinsicht noch tiefer begründet zu haben, nachdem ich auf Grund von Experimenten, von deren richtiger Deutung ich trotz der Gegenrede von Roux überzeugt bin, mich gegen die Gültigkeit der Mosaiktheorie ausgesprochen habe.

9) (S. 61). Das Genauere über das mitgetheilte Experiment findet man: Hertwig, Ueber den Werth der ersten Furchungszellen für die Organbildung des Embryo. Experimentelle Studien am Frosch- und Tritonei. Archiv f. mikrosk. Anatomie. Bd. XLII. 1893. S. 710. Tafel XXXXI. Fig. 1, 2, 27.

10) (S. 62). Wegen der in diesem Abschnitt mitgetheilten Thatsachen verweise ich besonders auf die Schriften von Vöchting Bert, Ollier, Trembley, Landois, Ponfick u. A.: H. Vöchting, Ueber Transplantation auf Pflanzenkörper. Untersuchungen zur Physiologie und Pathologie. Tübingen 1892. v. Gärtner, Versuche und Beobachtungen über die Bastarderzeugung im Pflanzenreich 1849. Léopold Ollier, Recherches expérimentales sur la production artificielle des os au moyen de la transplantation du périoste etc. Journal de la physiologie de l'homme et des animaux J. II. 1859. pag. 1, 169, 468. Derselbe, Recherches expérimentales sur les greffes osseuses. Ebenda T. III, pag. 88. 1860. P. Bert, Recherches expérimentales pour servir à l'histoire de la vitalité propre des tissus animaux. Annales des sciences naturelles Ser. V.

Zoologie T. V. 1886. v. Recklinghausen, Die Wiedererzengung (Regeneration) und die Ueberpflanzung (Transplantation). Handbuch d. allgem. Pathologie des Kreislaufs aus Deutsche Chirurgie. 1883. Trembley, Mémoires pour servir à l'histoire d'un genre de Polypes d'eau douce 1744.

Landois. Die Transfusion des Blutes. Leipzig 1875. Adolf Schmitt, Ueber Osteoplastik in klinischer und experimenteller Beziehung. Arbeiten aus der chirurgischen Klinik der Königl. Universität Berlin. Ponfick, Experimentelle Beiträge zur Lehre von der Transfusion etc. Virchow's Archiv. Bd. LXII. Beresowsky, Ueber die histologischen Vorgänge bei der Transplantation von Hautstücken auf Thiere einer anderen Species. Ziegler's Beiträge zur pathologischen Anatomie und zur allgemeinen Pathologie. Jena 1893.

11) (S. 97). Im zweiten Theil ist namentlich auf folgende Schriften Bezug genommen: C. v. Nägeli, Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre 1884. Hertwig, Oscar, Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Wirbelthiere. 4. Aufl. Sachs, Julius, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. Leipzig 1882. Vöchting, Ueber die Theilbarkeit im Pflanzenreich und die Wirkung innerer und äusserer Kräfte auf Organbildung an Pflanzentheilen. Pflüger's Archiv, Bd. XV, 1877. Derselbe, Ueber Organbildung im Pflanzenreich. Heft 1 und 2. Bonn 1878 und 1884. Goebel, Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Blattes. Bot. Zeit. 1880. Pflüger, Die teleologische Mechanik der lebendigen Natur. Bonn 1877. Maupas, Sur le déterminisme de la sexualité chez l'hydatina senta. Comptes rendus des séances de l'académie des sciences. Paris 1891. Weismann, Die Allmacht der Naturzüchtung. Eine Erwiderung an Herbert Spencer. Jena 1893. Herbert Spencer, A rejoinder to Professor Weismann. Contemporary review. 1893. Derselbe, Die Unzulänglichkeit der „natürlichen Zuchtwahl". Biologisches Centralblatt, Bd. XIV, Nr. 6. Emery, Die Entstehung und Ausbildung des Arbeiterstandes bei den Ameisen. Biologisches Centralblatt, Bd. XIV, Nr. 2, 1894. Haacke, Gestaltung und Vererbung 1894.

12) (S. 109). Die Annahme einer erbgleichen Theilung schliesst nicht die Annahme ein, dass die Anlagesubstanz deswegen etwas Unveränderliches ist. Wenn ich auch im Theilungsprocess kein Mittel erblicke, das Idioplasma in verschiedene Determinantengruppen auseinanderzulegen, so ist doch nach meiner Auffassung, welche auch in diesem Punkt mit derjenigen von Nägeli übereinstimmt,

das Idioplasma nur etwas relativ Stabiles. Aeussere und innere mit einer gewissen Stetigkeit einwirkende Ursachen können seine Organisation langsam verändern. So können einerseits die Eigenschaften der Fortpflanzungszellen (resp. ihres Idioplasmas) im Laufe von Generationen etwas andere werden, auf der anderen Seite aber können auch die Idioplasmen von Zellgruppen eines Organismus, die in Folge ihrer verschiedenen örtlichen und functionellen Stellung in dem durch Arbeitstheilung differenzirten Ganzen sich dauernd unter ungleichen Bedingungen befinden, in gewissem Maasse einen Localcharakter aufgeprägt erhalten, wie im menschlichen Staat Individuen, die einen Beruf einseitig ihr Leben lang ausüben.

Die Lehre der erbgleichen Zelltheilung tritt somit nicht in Conflict mit den Erfahrungen der pathologischen Anatomen etc., dass bei Regenerationsprocessen die einzelnen Gewebe im Allgemeinen nur wieder Gewebe ihrer Art erzeugen können. Man vergleiche hierüber auch meine Schrift: „Ei- und Samenbildung bei Nematoden". S. 97—99. Diese wenigen Andeutungen werden zur Vermeidung von Missverständnissen genügen.

Pierer'sche Hofbuchdruckerei. Stephan Geibel & Co. in Altenburg.

# Zeit- und Streitfragen



der

# Biologie.



Von

Professor **Dr. Oscar Hertwig,**
Director des zweiten anatomischen Instituts der Universität Berlin

Heft 2.

## Mechanik und Biologie.

Mit einem Anhang:

**Kritische Bemerkungen zu den entwicklungsmechanischen Naturgesetzen von Roux.**

**Jena.**
Verlag von Gustav Fischer.
1897

# Zeit- und Streitfragen

der

# Biologie.

Von

Professor **Dr. Oscar Hertwig,**
Director des zweiten anatomischen Instituts der Universität Berlin.

---

Heft 2.

## Mechanik und Biologie.

Mit einem Anhang:

**Kritische Bemerkungen zu den entwicklungsmechanischen Naturgesetzen von Roux.**

**Jena.**
Verlag von Gustav Fischer.
1897.

# Inhaltsverzeichniss.

## Einleitung.

Die Entdeckungen des 16. und 17. Jahrhunderts auf dem Gebiete der Mechanik, die Feststellung der Fall- und der Pendelgesetze durch Galilei und seine Nachfolger, vor allen Dingen aber die Entdeckung der Bewegungsgesetze der Himmelskörper durch Newton haben auf die ganze naturwissenschaftliche Forschung einen so tiefen Einfluss ausgeübt, dass wir ihn noch bis in unsere Zeit verspüren. Es ist dies leicht erklärlich. Wer sich mit der Mechanik des Himmels beschäftigt, wird es auch jetzt noch als einen hohen Triumph menschlicher Geisteskraft empfinden, dass es möglich ist, die Bahnen und Umlaufszeiten der gewaltigen planetarischen Massen in Vergangenheit, Gegenwart und Zukunft mit mathematischer Sicherheit auf das Genaueste zu berechnen. Aber auch abgesehen von der Grossartigkeit dieses Naturgegenstandes zeigt sich die Mechanik in ihren verschiedenen Zweigen anderen Forschungsgebieten in vieler Hinsicht weit überlegen, in der Einfachheit und Sicherheit ihrer Gesetze, in der Möglichkeit, die durch Beobachtung und Experiment gewonnenen Ergebnisse einer mathematischen Betrachtungsweise zugänglich zu machen und sie in feste, mathematische Formeln einzukleiden. Daher wurde vielen Naturforschern

die Mechanik das Vorbild auch für andere Wissenschaftszweige, sie erschien ihnen als das Muster naturwissenschaftlichen Erkennens, welches man mit allen Kräften überall nachzuahmen habe; es bildete sich häufig eine Auffassung aus, welche Kant in den öfters genannten Ausspruch zusammengefasst hat, dass in jeder besonderen Naturlehre nur so viel eigentliche Wissenschaft sei, als darin Mathematik angetroffen werde.

Doch hiermit ist der weitgehende Einfluss der Mechanik noch nicht erschöpft; er zeigt sich auch in der Philosophie und hat hier zu der philosophisch-naturwissenschaftlichen Weltauffassung geführt, welche als die mechanische bezeichnet wird. Die Mechanik hat sich mit der alten Hypothese des Demokrit von den Atomen und mit der Corpuscularphilosophie von Descartes verbunden und den Versuch unternommen, die gesammte Natur aus den verschiedenen Bewegungen kleinster, verschieden geformter Körper, der Atome, mechanisch zu erklären und so die uns sichtbare Welt der Erscheinungen aus einer für uns freilich unsichtbaren Welt bewegter Atome abzuleiten.

„Die mechanische Erklärung der Natur," bemerkt Kant (Bd. IV S. 427), „hat zu Materialien ihrer Ableitung die Atome und das Leere. Ein Atom ist ein kleiner Theil der Materie, der physisch untheilbar ist. Physisch untheilbar ist eine Materie, deren Theile mit einer Kraft zusammenhängen, die durch keine in der Natur befindliche bewegende Kraft überwältigt werden kann. Ein Atom, sofern es sich durch seine Figur von anderen specifisch unterscheidet, heisst ein erstes Körperchen. Ein Körper (oder Körperchen), dessen bewegende Kraft von seiner Figur abhängt, heisst Maschine. Die Erklärungsart der specifischen Verschieden-

heit der Materien durch die Beschaffenheit und Zusammensetzung ihrer kleinsten Theile, als Maschinen, ist die mechanische Naturphilosophie."

Ein berühmter Vertreter der mechanischen Naturphilosophie in der Gegenwart, Du Bois-Reymond (Bd. I S. 105), fasst ihre Aufgabe in kurzen Sätzen dahin zusammen:

„Naturerkennen — genauer gesagt naturwissenschaftliches Erkennen oder Erkennen der Körperwelt mit Hülfe und im Sinne der theoretischen Naturwissenschaft — ist Zurückführen der Veränderungen in der Körperwelt auf Bewegungen von Atomen, die durch deren von der Zeit unabhängige Centralkräfte bewirkt werden, oder Auflösen der Naturvorgänge in Mechanik der Atome. Es ist psychologische Erfahrungsthatsache, dass, wo solche Auflösung gelingt, unser Causalitätsbedürfniss vorläufig sich befriedigt fühlt. Die Sätze der Mechanik sind mathematisch darstellbar und tragen in sich dieselbe apodiktische Gewissheit, wie die Sätze der Mathematik." „Denken wir uns alle Veränderungen in der Körperwelt in Bewegungen von Atomen aufgelöst, die durch deren constante Centralkräfte bewirkt werden, so wäre das Weltall naturwissenschaftlich erkannt. Der Zustand der Welt während eines Zeitdifferentiales erschiene als unmittelbare Wirkung ihres Zustandes während des vorigen und als unmittelbare Ursache ihres Zustandes während des folgenden Zeitdifferentiales. Gesetz und Zufall wären nur noch andere Namen für mechanische Nothwendigkeit. Ja, es lässt eine Stufe der Naturerkenntniss sich denken, auf welcher der ganze Weltvorgang durch Eine mathematische Formel vorgestellt würde, durch Ein unermessliches System simultaner Differentialgleichungen, aus dem sich Ort, Bewegungs-

richtung und Geschwindigkeit jedes Atoms im Weltall zu jeder Zeit ergäbe."

In den angeführten Sätzen von Kant und Du Bois-Reymond findet sich Aufgabe und Ziel der mechanischen Naturauffassung, welche aus dem Bunde von Mechanik und Atomistik hervorgegangen ist, klar und scharf ausgesprochen.

Nicht ohne Interesse ist es, zu verfolgen, wie die mechanische Naturerkenntniss häufig als das höchste anzustrebende Ideal für die verschiedensten Gebiete der Naturforschung hingestellt, wie der Schöpfer der Mechanik des Himmels, Isaak Newton, als das Ur- und Vorbild eines naturwissenschaftlichen Denkers verherrlicht und die Zeit herbeigewünscht oder prophezeit wird, in welcher auch auf den anderen Gebieten der Naturwissenschaft einmal ein Newton erscheinen werde.

Seitdem Kant den Ausspruch gethan hat, es sei für Menschen ungereimt, zu hoffen, dass noch dereinst ein Newton aufstehen könne, der auch nur die Erzeugung eines Grashalms nach Naturgesetzen, die keine Absicht geordnet hat, begreiflich machen werde, treten uns ähnliche Redewendungen häufig entgegen, welche dieselbe Frage allerdings in gerade entgegengesetztem Sinne beantworten.

In seinen Erörterungen über die Aufgaben der Botanik (Bd. I S. 53 u. 58) bezeichnet Matthias Schleiden als ihre allgemeinste naturwissenschaftliche Aufgabe, allen Wechsel der Erscheinungen auf Bewegungen zurückzuführen und nach mathematischen Gesetzen aus Grundkräften der Anziehung und Abstossung zu erklären und hierauf die „Construction des Bildungstriebes" auszuführen. „Allerdings," so fügt er hinzu, „sei man von der Lösung

dieser Aufgabe noch so weit entfernt, wie man von der Construction der Gravitationsprocesse vor Newton, vielleicht selbst vor Kepler entfernt war; das thue aber der Richtigkeit der Aufgabe keinen Abbruch." „Denn bedenke man, welchen Zeitraum (nämlich von der Alexandrinischen Schule bis auf Newton) man gebraucht habe, um in den so einfachen Verhältnissen der kosmischen Formen von der Beobachtung der Erscheinungen bis auf die Erkenntniss der Grundkräfte vorzudringen, so werde man sich nicht wundern dürfen, wenn man bemerke, dass man in der Lehre vom Leben noch kaum über die ersten Anfänge hinaus sei, da hier die Verhältnisse so unendlich viel complicirter werden." „Hier fehle noch ein Newton."

In einer seiner kleineren akademischen Reden (Bd. II S. 563) hebt Du Bois-Reymond von der modernen Chemie hervor, dass von ihr auf ihrer stolzen Höhe gelte, was Kant von der Chemie seiner Zeit sagte. „Sie ist eine Wissenschaft, aber nicht Wissenschaft; in dem Sinne nicht, in welchem es überhaupt nur Wissenschaft giebt, nämlich im Sinne des zur mathematischen Mechanik gediehenen Naturerkennens." „Wissenschaft in jenem höchsten menschlichen Sinne wäre Chemie erst, wenn wir die Spannkräfte, Geschwindigkeiten, stabilen und labilen Gleichgewichtslagen der Theilchen ursächlich in der Art durchschauten, wie die Bewegungen der Gestirne. Hierin ist freilich die Astronomie der Chemie weit voraus, welche, seit sie auf Berzelius' naive Erklärung verzichten musste, in abwartender Entsagung auf einer Stufe verharrt, noch unter der Astronomie zu Kopernicus und Kepler's Zeit." Hierauf bezeichnet Du Bois-Reymond „die mathematisch-mechanische Darstellung eines einfachen chemischen Vorgangs als die Aufgabe, die der Newton der Chemie

anzugreifen habe, und er fügt hinzu: „Wann dieses Ziel erreicht wird, wer kann es sagen? Vielleicht übt jener Newton schon irgendwo auf Schulbänken jugendliche Kräfte; vielleicht auch befinden sich nach hundert Jahren noch unsere Nachfolger der Umwandlung der Chemie in Mechanik gegenüber so rathlos wie wir."

In seiner Rede: „Die Entwicklungsmechanik der Organismen" macht Roux (G. A. Bd. II S. 29) den Versuch, in der Entwicklungslehre der Thiere eine mechanische Richtung der Forschung zu begründen, und er bemerkt hierbei: „Die Ursachen der organischen Gestaltungen sind uns gegenwärtig weit weniger bekannt, als die Ursachen der Bewegung der Himmelskörper der Menschheit vor Newton. Und der zukünftige Newton der Bewegungen der den Organismus aufbauenden Theile wird wohl nicht in der glücklichen Lage sein, diese Bewegungen blos auf drei Gesetze und zwei Componenten zurückführen zu können."

Die Citate, welche sich bei einiger Belesenheit wohl noch leicht werden vermehren lassen, werden genügen, um eine Richtung in der Naturwissenschaft zu kennzeichnen, deren Alpha und Omega die mathematische Darstellung der Naturerscheinungen als Bewegungen grösserer und kleinster Stoffmassen ist; eine Richtung, welche nach dem Newton der Astronomie noch einen Newton der Botanik, einen Newton der Chemie, einen Newton der Entwicklungsgeschichte erscheinen und erst die wahre, eigentliche Naturerkenntniss auch auf diesen Gebieten begründen lässt.

Bei dem beherrschenden Einfluss der Naturwissenschaften im wissenschaftlichen Leben der Gegenwart und Angesichts der Bestrebungen von Benedikt und Lombroso wäre es nicht so unmöglich, dass auch einmal ein

naturwissenschaftlich geschulter Historiker auftreten, mechanische Principien in die historische Forschung einzuführen versuchen und die Zeit voraussagen wird, wo auch die Geschichte und Socialwissenschaft ihren Newton erhalten werden.

Nach dieser allgemeinen Kennzeichnung einer in unserem Jahrhundert weit ausgebreiteten Gedankenrichtung wollen wir uns etwas eingehender mit dem Thema dieser Schrift: „Mechanik und Biologie“, das heisst: mit dem Verhältniss der Mechanik zur heutigen Biologie, beschäftigen. Den Anlass zur Beschäftigung mit unserem Thema und zur Einreihung desselben in die Sammlung der Zeit- und Streitfragen gibt eine zeitgenössische Richtung, welche das Wort „Mechanik“ mit einer gewissen Ostentation auf ihre Fahne geschrieben hat. Einer ihrer eifrigsten Wortführer ist Wilhelm Roux, an dessen Schriften wir uns daher im Folgenden auch besonders halten wollen.

Seit Jahren ist Roux bestrebt, in der Morphologie eine besondere Wissenschaft zu begründen, welcher er den Namen „Entwicklungsmechanik“ gegeben hat.

In einer Festrede, gehalten zur Feier der Eröffnung des neuerbauten anatomischen Instituts zu Innsbruck (G. A. Bd. II S. 25) handelt er von ihr und nennt sie die „anatomische Wissenschaft der Zukunft“. „Freilich ist diese Wissenschaft, von der ich sprechen werde,“ so leitet er seinen Vortrag ein, „in keinem Stück diesem in Anlage und Ausführung gleich vollendeten Baue“ (nämlich dem anatomischen Institut in Innsbruck) „zu vergleichen;“ „denn sie ist nicht nur nicht vollendet oder der Vollendung nahe, sondern es fehlt zu ihr überhaupt noch der Bauplan; und was wir von ihr zur Zeit haben, ist nicht viel mehr als eine Anzahl regellos

gelagerter, zum Theil behauener, zum Theil auch noch unbehauener Steine."

„Sie erkennen daraus, dass es eine Wissenschaft der Zukunft ist, von der ich zu sprechen beabsichtige; diese Wissenschaft ist die Entwicklungsmechanik der Organismen;" „eine junge Wissenschaft, die," wie es an anderer Stelle heisst, „einen neuen Weg der Erkenntniss des Organischen anbahnt."

Neue Wege und neue Ziele der Forschung, die dem menschlichen Wissensdrang gewiesen werden, erregen Hoffnungen, wecken Interessen. Besonders gross aber muss für die Morphologen das Interesse in diesem Falle sein, da es sich für sie nicht bloss um eine neue Richtung, sondern überhaupt um die Wissenschaft der Zukunft, um die „Zukunftswissenschaft" handelt. Denn nach Roux wird „eine Zeit kommen, von der an dieser jetzt von Vielen gering geachtete, scheinbare Nebentrieb am Baume der anatomischen Wissenschaften zum Haupttrieb, zur Fortsetzung des Stammes werden wird. Die Entwicklungsmechanik wird alsdann einen Stamm darstellen, welcher rasch in die Höhe strebt und gegenwärtig noch nicht geahnte neue Seitenzweige treibt, deren Blätter die vier ersten Aeste in ihren Schatten nehmen und Nahrungsstoff zur Entfaltung neuer Knospen für sie bilden werden."

So lade ich denn den freundlichen Leser ein, mit mir die nähere Bekanntschaft der neuen „Zukunftswissenschaft" zu machen.

Eine neue Wissenschaft muss ein neues Ziel haben. Neu ist ein Ziel, wenn es wesentlich verschieden von den Zielen ist, welches die Forscher bisher verfolgt haben. Um zu einem neuen Ziel zu gelangen, werden auch neue Wege, die zu ihm hinführen, gezeigt werden müssen; des-

gleichen die Hilfsmittel und Methoden, die uns auf den neuen Wegen vorwärts und zum Ziel zu kommen ermöglichen. So fragen wir denn: Erstens, welches ist das neue Ziel oder die Aufgabe der neuen Zukunftswissenschaft? Zweitens, welches sind die neuen Wege, die neuen Hilfsmittel und die neuen Methoden?

## 1. Ziel und Aufgabe der Entwicklungsmechanik.

Als das allgemeine Ziel der Entwicklungsmechanik bezeichnet Roux (A. f. Entw. Bd. I S. 1) „die Ermittelung der Ursachen der organischen Gestaltungen" oder „der gestaltenden Kräfte und Energieen". Er nennt sie daher auch „die causale Morphologie der Organismen".

Das Wort Mechanik hat Roux gewählt, weil man „in der Philosophie jedes der Causalität unterstehende Geschehen seit Spinoza's und Kant's Definition des Mechanismus als mechanisches Geschehen bezeichnet" (A. f. Entw. Bd. I S. 1), und er dabei voraussetzt, dass „bei dem materiellen Ablaufe der Entwicklungsvorgänge des Embryo nichts Metaphysisches in Betracht zu kommen habe, dass vielmehr diese Vorgänge durchaus ein dem Gesetze der Causalität unterstehendes Geschehen darstellen" (G. A. Bd. II S. 11). „Da nur letzteres," so führt Roux (A. f. Entw. Bd. I S. 1) des Weiteren aus, „erforschbar ist, also allein Gegenstand einer exacten Lehre sein kann, und da die Production von Gestaltung das Wesen der Entwicklung ausmacht, so ist es wohl zulässig, **die Lehre von den Ursachen der Gestaltungen als Entwicklungsmechanik** zu bezeichnen. Da ferner die Physik und Chemie

alles, auch das scheinbar verschiedenartigste, z. B. magnetische, elektrische, optische, chemische Geschehen auf Bewegungen von Theilen zurückführen, resp. zurückzuführen sich bestreben, so hat der frühere engere Begriff der Mechanik im Sinne des Physikers, als der ursächlichen Lehre von den Massenbewegungen, eine Erweiterung erfahren, welche sich mit dem, alles causal bedingte Geschehen umfassenden, philosophischen Begriff der Mechanik begegnet, so dass somit das Wort „Entwicklungsmechanik" auch den neueren Begriffen der Physik und Chemie entsprechend die Lehre von den Ursachen alles gestaltenden Geschehens zu bezeichnen vermag."

Aus diesen Sätzen stellen wir zunächst fest, dass Roux, abweichend von dem Standpunkt, welchen er ursprünglich im ersten Heft seiner Beiträge zur Entwicklungsmechanik des Embryo eingenommen hat (G. A. Bd. II S. 1—4) zur Charakteristik seiner Zukunftswissenschaft das Wort „Mechanik" nicht in seiner physikalischen, sondern in einer allgemein philosophischen Bedeutung gebraucht. Er will damit nicht mehr und nicht weniger ausdrücken, als dass alle Entwicklungsvorgänge (und Roux beschränkt dies sogar sehr vorsichtig nur auf ihren materiellen Ablauf) dem Causalitätsgesetz unterworfen sind, daher im Verhältniss von Ursache und Wirkung oder in einem Causalnexus zu einander stehen und dass man daher auch nach den Ursachen forschen könne.

Roux selbst wird wohl schwerlich glauben, dass er in diesen Sätzen etwa eine neue Wahrheit gesagt oder der Forschung ein neues Ziel gesteckt habe. Wo sind denn die Forscher, welche sich bisher mit Entwicklungslehre beschäftigt haben, zu finden, welche nicht von dem Satz ausgingen, dass, wie alle Naturprocesse, so auch die thierische

Entwicklung allein dem Gesetz der Causalität unterliege und dass die Forschung nach den Ursachen der Formbildung eine ihrer Hauptaufgaben ist? Wer theilte etwa nicht die Ansicht, dass „bei dem materiellen Ablauf der Entwicklungsvorgänge des Embryo nichts Metaphysisches in Betracht zu kommen habe?“ Ist nicht in einer Zeit, welche so durch und durch von der mechanistischen, materialistischen Naturphilosophie beherrscht wird, ein derartiger Ausspruch schon an sich eine Trivialität? Was glaubt man denn überhaupt dadurch gewonnen zu haben, dass man dem Wort Entwicklung anstatt des gebräuchlichen Zusatzes Lehre jetzt plötzlich das Wörtchen „Mechanik“ im philosophischen Sinne(!) anhängt? Worin soll nach Roux's Definition fernerhin der Unterschied zwischen Entwicklungslehre und Entwicklungsmechanik bestehen? Soll etwa fortan die Entwicklungslehre darauf verzichten, nach den Ursachen der organischen Formbildung zu forschen, also ihrer eigentlichen Aufgabe abtrünnig werden, eine Lehre von den Gesetzen der Entwicklung darzustellen?

Durch die Vertauschung der Worte Lehre und Mechanik wird anstatt Nutzen nur Verwirrung angestiftet. Denn das Wort Mechanik wird in der Naturwissenschaft, in der Philosophie und im gewöhnlichen Leben in so verschiedenem Sinne gebraucht, dass es auch in der Verbindung mit dem Worte Entwicklung die verschiedensten Vorstellungsreihen wachrufen kann.

Schon in der Philosophie ist der Begriff des Mechanismus und der Mechanik durchaus kein scharf begrenzter und eindeutiger. Kant selbst gebraucht die Begriffe in einer engeren und in einer allgemeinen Fassung. Während er im vierten Band seiner Werke, wie schon in der Einleitung (S. 2) an-

geführt wurde, die mechanische Erklärung der Natur auf die Lehre von den Atomen und ihrer Bewegung gründet, bemerkt er im vierten Band (S. 101): „Eben um deswillen kann man auch alle Nothwendigkeit der Begebenheiten in der Zeit nach dem Naturgesetze der Causalität den Mechanismus der Natur nennen, ob man gleich darunter nicht versteht, dass Dinge, die ihm unterworfen sind, wirklich materielle Maschinen sein müssten. Hier wird nur auf die Nothwendigkeit der Verknüpfung der Begebenheiten in einer Zeitreihe, so wie sie sich nach dem Naturgesetze entwickelt, gesehen, man mag nun das Subject, in welchem dieser Ablauf geschieht, Automaton materiale, da das Maschinenwesen durch Materie, oder mit Leibniz spirituale, da es durch Vorstellungen betrieben wird, nennen.“

Philosophisch versteht man ferner auch unter Mechanismus (Kuno Fischer S. 485) ein jedes System von Objecten, die räumlich und zeitlich in einer nothwendigen Beziehung zu einander stehen. Hier kann man das Wort in der weitgehendsten Weise verwenden. Man kann die ganze Natur als einen Mechanismus bezeichnen und in ihr wieder jede zu einem System mehr oder minder abgeschlossene Gemeinschaft von Objecten; man kann endlich auch von einem Mechanismus des Staats, von einem Mechanismus der Gütervertheilung und Geldcirculation, sogar von einem Mechanismus der Ideenbildung etc. sprechen.

Philosophisch kann man also fast jede Naturwissenschaft, insofern nur ihre Gegenstände als ein System nothwendig verbundener Theile untersucht und dargestellt werden, zu einer mechanischen Wissenschaft stempeln.

Die Geologie wächst sich zur Geomechanik aus;

denn sie ist ja — um bei Roux's Definition zu bleiben — die „Lehre von den Ursachen der Gestaltungen" der Erde, welche „durchaus ein dem Gesetze der Causalität unterstehendes Geschehen darstellen" und „bei deren materiellen Ablauf" „nichts Metaphysisches in Betracht zu kommen hat".

Die schon alt gewordene Biologie tritt uns in neuem Kleide verjüngt als Biomechanik entgegen. Dieser Name ist schon zweimal und, wie ich glaube, unabhängig von einander in Vorschlag gebracht worden, schon vor Jahren von Benedikt(1) und ganz neuerdings wieder von Yves Delage(5).

Vielleicht wird nach solchen Vorgängen die Psychologie sich ebenfalls entschliessen, ihr Logos gegen Mechanik umzutauschen. Denn giebt es nicht auch hier ein Gesetz, nach dem sich die Vorstellungsreihen bilden? Von einer „Mechanik des Geistes" hat schon der Philosoph Herbart gesprochen (Eucken (10) S. 164). Die anatomischen Grundlagen der Hirnanatomie, die Anordnung der Ganglienzellen und ihrer Leitungsbahnen bezeichnet man immer häufiger als Mechanismen. Einer der letzten Aufsätze des um die Erforschung des Nervensystems so hochverdienten Ramon Y. Cajal (43) lautet: Einige Hypothesen über den anatomischen Mechanismus der Ideenbildung, der Association und der Aufmerksamkeit.

Es bedarf nur eines Schrittes, und man bezeichnet die Lehre vom feineren Autbau des Gehirns, insbesondere die Lehre vom Faserverlauf etc. nicht mehr als Hirnanatomie, sondern als Hirnmechanik.

Dass in den Fächern der Staatenlehre, der Nationalökonomie, der Statistik, der Geschichte sich auch grosse Gebiete befinden, deren Lehre sich als Mechanik darstellen liesse, wenn wir das Wort in einem allgemeineren philo-

sophischen Sinne gebrauchen, mag nur nebenbei noch angedeutet sein.

Durch die oben erwähnten Taufen werden allerdings die von ihr betroffenen Wissenschaften an innerem Werthe nichts gewinnen. Denn mit der Etiquette verändert sich von heute auf morgen ihr Inhalt nicht. Unter dem Namen der Astronomie, bei der man wohl niemals daran gedacht hat, sie Astromechanik zu nennen, birgt sich als Kern der Inhalt der Newton'schen Gesetze, in der That eine Mechanik des Himmels, wie sie Laplace genannt hat; dagegen sind die Entwicklungslehre und Biologie, die Geologie und Psychologie und welche Fächer man ihnen sonst noch anreihen will, auch wenn sie sich Entwicklungsmechanik und Biomechanik, Geomechanik und Psychomechanik etc. nennen, jetzt ebenso wenig wie zur Zeit Kant's im Stande, nach Newton'schen Gesetzen die Gegenstände ihrer Erforschung zu begreifen.

Mir scheint es daher nicht zu billigen und von keinem Nutzen für die Entwicklung der Naturwissenschaft zu sein, wenn man in ihrem Bereich den Begriff Mechanik nicht in der engeren und schärferen Fassung der Physik, sondern im allgemeineren und allumfassenden philosophischen Sinne verwendet.

Wer mit mir diese Meinung theilt, der wird mir auch beipflichten, dass in der Biologie nur sehr beschränkte Gebiete sich wirklich als Mechanik auch nur annäherungsweise darstellen lassen. Die meisten Angriffspunkte bietet hier für mechanische Untersuchungen das Skeletsystem mit seinen wie Hebelarme wirkenden Knochen; auch der feinere Bau der Knochen selbst, vornehmlich die Architectur der Spongiosa mit ihren Zug- und Druckcurven. Auf diesem

Gebiete hat sich denn auch wirklich eine strengeren Ansprüchen genügende, auf mathematische Berechnungen gegründete Mechanik der Gelenke und Gehwerkzeuge ausgebildet. Nächstdem kommt, obwohl in geringerem Maasse, das Muskelsystem mit seinen Sehnen und das Gefässsystem mit seiner Flüssigkeitscirculation als Gegenstand mechanischer Untersuchungsweise und Berechnung in Betracht. Desgleichen finden sich in der Botanik in das Bereich der Mechanik fallende Capitel. Ich erinnere an die von Schwendener (56) begründete Lehre der mechanischen Gewebe, die in den Wurzeln auf Zug und in den Aesten und Zweigen auf Biegungsfestigkeit eingerichtet sind; ich erinnere an die durch Osmose erzeugten oder durch Theilung der Zellen hervorgerufenen Druckkräfte, die sich in vielen Fällen in exacter Weise messen und berechnen lassen.

Inwiefern bietet nun die Entwicklung der Thiere Raum für mechanische Betrachtungsweisen? Die durch Theilung des Eies sich rasch in's Unzählbare vermehrenden Zellen gleiten und schieben sich in fest geordneten Bahnen an einander vorbei, hierbei vielfach den Plateau'schen Gesetzen folgend. Fast alle Organe entstehen durch Faltung und Ausstülpung von Zellenlamellen, innerhalb deren durch ungleiche Zellenvermehrung und ungleiches Wachsthum an bestimmten Stellen bestimmt gerichtete Zug-, Druck- und Schubkräfte in's Leben gerufen werden. In den Augen des Mechanikers löst sich das ganze Problem der thierischen Gestaltbildung auf in die nach Gesetz geordnete, in genau bestimmten Bahnen und in wechselnden Geschwindigkeiten erfolgende Bewegung kleinerer und grösserer Raumgrössen, der embryonalen Zellen. Somit könnte man hier wenigstens theoretisch

sich die Möglichkeit einer wahren „Mechanik der Gestaltbildung" construiren.

Gleichwohl wird der mathematische Physiker sofort einsehen, dass hier kein Feld für ihn ist und dass er für absehbare Zeit die Mechanik der Gestaltbildung nicht weiter und in anderer Weise, als es von Seiten der Biologie geschieht, wird ausbauen können. Gewiss finden in der Embryonalentwicklung Bewegungen kleinster Stoffmassen in ganz gesetzmässigen Bahnen statt. Aber mit welchen Mitteln und in welcher Weise wollte man die Bewegungen dieser kleinsten Massen, ihre genaue Grösse, die Kraft ihrer Bewegung und ihre Bahnen in Raum und Zeit berechnen? Und was sind das für complicirte Bewegungen, die zwar auch gesetzmässig, aber ganz discontinuirlich erfolgen? Und was sind das für complicirte eigenthümliche Stoffmassen, die sich fortwährend durch chemische Processe, durch Umwandlung von Reservestoffen in Protoplasma oder sogar durch Aufnahme von neuen Stoffen verändern und wachsen, Massen, die dann ab und zu in zwei kleinere Massen, in zwei Tochterzellen, zerfallen und von da ab neue, zwar auch gesetzmässige, aber oft sich trennende Bahnen in gleicher oder auch in ungleicher Geschwindigkeit einschlagen? Wie soll man ferner die bewegenden Kräfte in den kleinen Massen bestimmen und messen? Schon bei der Aufstellung einer mathematischen Formel für die ersten, noch gut übersehbaren, embryonalen Zellen wird der mathematische Physiker seinen Versuch scheitern sehen. Wie häufen sich aber die Schwierigkeiten von da ab Schritt für Schritt. Die Zahl der zu verfolgenden, in eigenen Bahnen discontinuirlich sich bewegenden, wachsenden, sich theilenden kleinen Stoffmassen, deren Grösse, Bewegungsbahn und Intensität der Bewegung bestimmt werden soll, ver-

mehrt sich in's Ungemessene, sie steigt auf 100, auf 1000, auf Millionen und viele Millionen, sie entziehen sich dem Auge des Beobachters, indem sie durch Einstülpung sich in übereinander gelegene Schichten anordnen. Der mathematische Physiker aber hat kein Mittel, die seinem Auge in tieferen Schichten entschwindenden Körperchen sich wieder sichtbar zu machen; denn wollte er das Verfahren des Embryologen einschlagen und das den Gegenstand seiner mathematischen Berechnungen bildende System in Alcohol oder Chromsäure einlegen, färben und schneiden, dann würde er das System zur Ruhe bringen, während er doch gerade es in seiner Bewegung untersuchen und messen will; und selbst von dem in gewaltsame Ruhe gebrachten System würde er noch nicht einmal Gelegenheit erhalten, die Verhältnisse während des Moments, wo es zur Ruhe kam, genau berechnen zu können, denn er hat nur noch die Trümmer des Systems vor sich, lauter Bestandtheile, die aus ihrer Lage gebracht, in ihrer Form und Grösse, in ihrem Aggregatzustand und ihrer chemischen Zusammensetzung tief verändert sind.

Der mathematische Physiker der Gegenwart, den wir um seine Hülfe gebeten haben, wird sich mit dem ihm vorgelegten Problem gewiss nicht lange den Kopf zerbrechen, sondern diese Aufgabe getrost und neidlos dem „zukünftigen Newton der Entwicklungsgeschichte“ überlassen; auch wird er gewiss keinen Einwand gegen den Ausspruch von Roux erheben: „Der zukünftige Newton der Bewegungen der den Organismus aufbauenden Theile wird wohl nicht in der glücklichen Lage sein, diese Bewegungen blos auf drei Gesetze und zwei Componenten zurückführen zu können.“ Bis dahin wird dem Embryologen wohl nichts Anderes übrig bleiben, als nach seinem Ver-

mögen und mit seinen Methoden, die er hie und da noch verbessern wird, die Erkenntniss der thierischen Gestaltbildung weiter zu fördern.

In noch höherem Maasse als die eben erörterten entziehen sich alle übrigen Vorgänge der Entwicklungsgeschichte einer physikalisch-mechanischen Behandlungsweise, so fast ausnahmslos das grosse und wichtige Gebiet der histologischen Differenzirung, die Umwandlung der einzelnen Zellen in die specifischen Arbeitsorgane des Organismus, in Nerven- und Muskelzellen, in Drüsen-, Epithel-, Sinnes- und Bindegewebszellen u. s. w. Hier haben wir wohl eine viel grössere und tiefere Bereicherung unserer Erkenntniss in der Zukunft von der Seite der Biochemie, wenn sie sich mit der mikroskopischen Analyse enger als zur Zeit verbindet, als von Seiten der Biophysik zu erwarten.

Somit drängt Alles zu dem Schluss, dass die Biologie ein Gebiet ist, auf welchem Mechanik im Sinne des Physikers nur in sehr beschränkter Weise verwendbar ist, und dass die Entwicklungslehre der Organismen sich am allerwenigsten für eine exact mechanische Behandlungsweise geeignet erweist. Von diesem Standpunkt aus wird es den Biologen dann sonderbar anmuthen, wenn er in der modernen biologischen Literatur eine Umschau hält und liest, wie in manchen Schriften die Namen Mechanik und Mechanismus und ihre Varianten sich gehäufter finden, als in einem Lehrbuch oder in einer Abhandlung der physikalischen Mechanik, so dass ein der Sache ferner stehender Leser in der That auf den Gedanken kommen könnte, unsere Biologie habe es jetzt schon herrlich weit gebracht und sei im besten Zuge, eine mechanische Wissenschaft zu werden.

Denn wie häufig liest man vom Mechanismus der Zelle, vom Mechanismus des Eies, sogar selbst vom „Mechanismus

des Cytotropismus", woboi freilich Niemand uns zu sagen weiss, was diese Mechanismen eigentlich sind, und in welcher mechanischen Anordnung von Theilchen sie bestehen. Oder man liest von der Mechanik der Kern- und Zelltheilung, der Protoplasmamechanik, von den Mechanismen der Selbstregulation, von den Mechanismen der Bildung der Individuen aus Keimplasma und vom Mechanismus der Vererbung. Dabei ist, was das Wesen des Keimplasma und der Vererbung betrifft, unsere thatsächliche Kenntniss bei Lichte besehen eine derartige, dass hier wie dort ganz entgegengesetzte Hypothesen bestehen, dass die complicirte Architektur, welche Weismann seinem Keimplasma gibt, nur in der Idee existirt, von anderer Seite aber als unbegründet bestritten wird, dass ferner die Vererbung erworbener Eigenschaften von einem Theil der Forscher in Abrede gestellt und wieder von einem anderen Theil mit Zähigkeit festgehalten wird. Wissen vielleicht die exacten Naturforscher, welche den Namen gebrauchen, uns den Mechanismus der Vererbung etwas genauer zu beschreiben? In allen diesen Fällen wird der Name Mechanismus angewandt, nicht weil man von dem Mechanismus der Zelle, des Eies, des Keimplasma, der Vererbung etc. etwas wüsste, sondern weil man in bequemer Weise mit einem Wort das Nichtwissen einhüllend, voraussetzt, dass, wie in allen Naturobjecten, so auch hier am guten Ende ein Mechanismus vorliegen müsse. Als Entschuldigung für den Missbrauch eines Begriffes, mit welchem man in den Naturwissenschaften sonst einen ganz scharf begrenzten und bestimmten Sinn zu verbinden pflegt, kann nur der Umstand dienen, dass man ja gar nicht die Mechanik des Physikers, sondern nur die Mechanik des Philosophen meint. Man will damit, so gewinnt es den Anschein, nicht mehr als das Glaubens-

bekenntniss, was übrigens auch wir theilen, öffentlich ablegen, dass in der Biologie Alles in natürlicher, das heisst philosophisch-mechanischer Weise hergeht, und dass gewiss „dabei nichts Metaphysisches in Betracht zu kommen habe".

Da also die Worte Mechanik nnd Mechanismus in den meisten Fällen, wo sie in der Biologie angewandt werden, keinen realen Inhalt haben, da sie für keine wirklichen, sondern nur für eingebildete Systeme mechanisch verbunden gedachter Theile gebraucht werden, sind sie für den Sinn biologischer Abhandlungen gewöhnlich überflüssig und können beim Lesen ohne Schaden für das Verständniss weggelassen oder durch andere Worte, wie Process und Organismus ersetzt werden; so völlig inhaltsleer sind sie, dass sie keine Lücke im Verständniss hinterlassen. Vererbung sagt genau so viel wie Mechanismus der Vererbung, Entwicklung oder Entwicklungsprocess so viel wie Entwicklungsmechanismus; für Mechanismus von Ei und Zellen können wir ebensogut das Wort Organismus gebrauchen oder noch kürzer und schlichter von Ei und Zellen reden.

Wie schon früher erwähnt, will Roux das Wort „Mechanik" in seiner Verbindung mit Entwicklung in einem weiteren, philosophischen Sinne gebrauchen; dadurch hat er aber den Begriff „Mechanik" für den Gebrauch des Naturforschers so verwässert, dass man unter dem Namen Entwicklungsmechanik die allerverschiedenartigsten und sonderbarsten Bestandtheile von ihm abgehandelt findet. Wem es Vergnügen macht, sich darüber zu unterrichten, braucht nur in einigen Bänden der anatomischen Jahresberichte die von Roux geschriebenen Referate über Entwicklungsmechanik zu durchblättern. Als Mechanik findet er dort abgehandelt (54 Bd. 16 und 17): Henking, Giebt es freie Kernbildung? Baumeyer, Das künstliche Ausbrüten und die

Hühnerzucht nach zwanzigjährigen Erfahrungen aus praktischem Betriebe der künstlichen Ausbrütung und der Hühnerzucht. Schwink, Weisse Froschlurche im Freien. Steudel, Zur Kenntniss der Regeneration der quergestreiften Musculatur. Vahl, Mittheilungen über das Gewicht nicht erwachsener Mädchen. Neisser, Zur Kenntniss der antibakteriellen Wirkung des Jodoforms. v. Bergmann, Ueber Echinocokken der langen Röhrenknochen. Korschelt, Ueber einen Fall von Hahnenfedrigkeit bei der Hausente. Strassmann, Experimentelle Untersuchungen zur Lehre vom chronischen Alkoholismus. Arndt, Ueber einige Ernährungsstörungen nach Nervenverletzungen. Miller, Der Einfluss der Nahrung auf die Zähne. Graser, Ueber Klumpfussbehandlung. Barfurth, Versuche über die parthenogenetische Furchung des Hühnereies.

Ferner erfahren wir noch an anderer Stelle von Roux, dass vergleichende Anatomie und vergleichende Embryologie ebenfalls unter den Begriff der Entwicklungsmechanik fallen, allerdings mit einer gewissen Einschränkung (47 Bd. I, S. 24). „Soweit diese Disciplinen ursächliche Erkenntniss zu Tage fördern," heisst es nämlich, „so weit sind sie selber Entwicklungsmechanik; und da sie dies in ausgiebigem Maasse thun und gethan haben, so stellen sie nur historisch von letzterer gesonderte Disciplinen dar." Mit diesem wohl etwas unbedachtsam ausgesprochenen Satz scheint mir der Begründer der Zukunftswissenschaft mit anderen seiner Aussprüche in ernstlichen Widerspruch gerathen zu sein und sich selbst zwei nicht leicht zu lösende Aufgaben gestellt zu haben. Die eine Aufgabe ist, anzugeben, welchen Bestandtheilen der vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte

die Ehre der Aufnahme in die Entwicklungsmechanik zu Theil werden soll und welchen nicht. Denn bei der Aufnahmeberechtigung muss er prüfen, ob sie „ursächliche Erkenntniss" zu Tage gefördert haben oder nicht. Hoffen wir, dass bei diesem Examen das „Approbatur" recht freigebig ertheilt wird. Haben doch auch das künstliche Ausbrüten und die Hühnerzucht, Mittheilungen über das Gewicht nicht erwachsener Mädchen, ein Fall von Hahnenfedrigkeit bei der Hausente etc. in das Gebiet der Entwicklungsmechanik Aufnahme gefunden.

Noch schwieriger aber ist vielleicht die zweite Aufgabe, deren Lösung wohl allen Scharfsinn des Sophisten erfordern wird. Wenn vergleichende Anatomie und Entwicklungsgeschichte zum grossen Theil schon selber Entwicklungsmechanik sind, in wie fern ist dann letztere eine erst jetzt neu geborene Wissenschaft? Mit welchem Recht wird dem Leser der Roux'schen Abhandlungen fast in einer jeden mit allem Ernst versichert, dass wir überhaupt erst jetzt „am Anfang causaler Forschung" stehen?

---

Wir haben bisher festgestellt, dass man in der biologischen Literatur seit einigen Jahren den Worten Mechanik, Mechanismus, mechanisch etc. häufiger begegnet, dass man sie mit einer gewissen Liebe anwendet, als ob eine besondere Kraft von diesen Wörtern ausginge und sie daher auch in Fällen gebraucht, wo sie gar keinen Inhalt haben. Wie erklärt sich diese Erscheinung? Nach meiner Meinung daraus, dass viele Forscher halb bewusster, halb unbewusster Weise mit dem Worte „Mechanik" eine Tendenz verbinden oder dass sie, was nicht weniger häufig geschieht, eine Mode mitmachen. In tendenziöser Weise hat das Wort

Mechanik in der Mitte unseres Jahrhunderts gedient und dient jetzt wieder, in beiden Fällen allerdings in einem etwas verschiedenen Sinn. Ein kleiner historischer Excurs mag dazu dienen, uns mit diesem besonderen Verhältniss, in welchem Mechanik und Biologie zu einander stehen, bekannt zu machen.

### a) Die tendenziöse Verwendung des Begriffes Mechanik in der Biologie durch Lotze.

In der Mitte unseres Jahrhunderts ist es der berühmte Philosoph Lotze gewesen, welcher sich des Wortes Mechanik in philosophischem Sinne als Kampfmittel gegen die unter Biologen und Aerzten weit verbreitete Richtung des Vitalismus bedient hat. Seine Kampfesschriften sind: sein 1842 erschienenes Buch „Allgemeine Pathologie und Therapie als mechanische Naturwissenschaften“ (33), sein Artikel „Leben und Lebenskraft“ in Wagner's Handwörterbuch der Physiologie (1842) (34) und schliesslich seine „Allgemeine Physiologie des körperlichen Lebens“ (1851) (35). An dieselben schliesst sich an, nach gleicher Richtung wirkend, Du Bois-Reymond's Vorrede zu den Untersuchungen über thierische Electricität, betitelt „Ueber Lebenskraft“ (9 Bd. 2).

Alle diese Schriften haben den klar ausgesprochenen Zweck, den Vitalismus durch die Leuchte des Mechanismus aus der Wissenschaft zu vertreiben. Wegen der ausserordentlichen Complication der Lebenserscheinungen, welche von den Erscheinungen der unorganischen Körper auf den ersten Blick so grundverschieden und durch eine weite Kluft getrennt zu sein scheinen, hatte sich unter Naturforschern vielfach die Meinung ausgebildet, dass die Kräfte der unbelebten Natur nicht ausreichten zur Erklärung der Lebensprocesse; man

müsse daher hier noch besondere Lebenskräfte oder auch eine Lebenskraft voraussetzen, die nur in den Organismen wirksam sei und das Eigenthümliche des Lebens ausmache. Sie war es, die zur Erklärung von Allem und Jedem diente, welche dem kranken Körper wieder zur Genesung verhalf, welche in den Stoffwechsel in besonderer Weise eingriff und die Ursache war, dass die organischen Substanzen von denen der unbelebten Natur so verschieden sind; sie ist es ferner, welche sich bei der Entwicklung des Eies zum Embryo regt und die Formbildungen hervorruft, durch deren Aufeinanderfolge aus dem scheinbar Einfachen das complicirte Geschöpf hervorgeht.

Der unklare und für die Wissenschaft wenig förderliche Begriff Lebenskraft spielt selbst in den Schriften von Joh. Müller und von Liebig eine Rolle. „Die Lebenskraft," heisst es bei Letzterem (31, S. 200), „giebt sich in einem belebten Körpertheil als eine Ursache der Zunahme an Masse, sowie des Widerstandes gegen äussere Thätigkeiten zu erkennen, welche die Form, Beschaffenheit und Zusammensetzung der Elementartheilchen ihres Trägers zu ändern streben." „Die Lebenskraft bewirkt eine Zersetzung dieser Nahrungsstoffe, sie hebt die Kraft der Anziehung auf, die zwischen ihren kleinsten Theilchen unausgesetzt thätig ist, sie ändert die Richtung der chemischen Kräfte in der Art, dass die Elemente der Nahrungsstoffe sich in einer andern Weise ordnen, dass sie zu neuen, den Trägern der Lebenskraft gleichen oder unähnlichen Verbindungen zusammentreten; sie ändert die Richtung und Stärke der Cohäsionskraft, sie hebt den Cohäsionszustand der Nahrungsmittel auf und zwingt die neuen Verbindungen zu Formen zusammenzutreten, welche keine Aehnlichkeit mit den Formen haben, welche durch die frei (ohne Widerstand) wirkende Cohäsionskraft gebildet werden" etc.

In dieser Weise spielte die Lebenskraft in der Biologie die Rolle „eines Mädchens für Alles“; sie war ein unklarer, mystischer Begriff, der wohl die Forschung irre zu leiten im Stande war.

Hier klärend gewirkt zu haben ist ein grosses Verdienst von Lotze, indem er die mechanische Theorie als ein leitendes Regulativ gegen den Vitalismus in's Feld führte. Denselben Weg, auf welchem die mathematische Physik ihre Erfolge erreicht hat, will Lotze auch bei den Betrachtungen der Lebenserscheinungen eingeschlagen wissen. Er erblickt in den lebenden Körpern nichts Anderes als „ein System von zusammen geordneten Massen mit ihren proportionalen Kräften, aus deren Ineinanderwirken verbunden mit den Einwirkungen des Aeusseren eine Reihe von Bewegungen hervorgeht“ (33, S. 8). Den eigenthümlichen Charakter des Organischen erklärt er aus der Art der Zusammenfassung und Anordnung der allgemeinen Hilfsmittel, die ebenso sehr der todten Natur als der Kunst, sowie den Zwecken des Lebens dienen. Alles Organische bezeichnet er daher als eine bestimmte Form der Vereinigung des Mechanischen (33, S. 9). „Wenn irgend in der als ruhend vorausgesetzten Combination von Massen, die den Körper bilden, ein Anstoss geschehe, so sei es gewiss, dass er nur dadurch in ihm andere Wirkungen hervorbringen könne, dass er sich dieser physikalischen Instrumentation bediene, die durch den Zusammenhang der Massen und ihre mechanischen Gegenwirkungen gegeben ist, und nie und nirgends werde eine körperliche Veränderung vorgehen, ohne dass ihr Zustandekommen genau den Gesetzen der allgemeinen Physik folge“. „Das Geschehen im lebenden Körper unterscheide sich von dem unbelebten physikalischen Geschehen nicht durch die principielle Ver-

schiedenheit der Natur und Wirkungsweise der vollziehenden Kräfte, sondern durch die Anordnung der Angriffspunkte, die diesen dargeboten seien, und von denen hier wie überall in der Welt die Gestalt des letzten Erfolges abhänge" (33, S. 7).

Durch derartige Betrachtungen sucht Lotze den Weg zu einer „exacten Physiologie" anzubahnen, welche er allerdings noch sehr fernliegend erachtet. Den Entwurf zu einer solchen will er in seiner „allgemeinen Physiologie des körperlichen Lebens" (1851) geben.

Für die Tendenz des Buches sind schon die Ueberschriften der einzelnen Capitel kennzeichnend: Von der Mechanik des Lebens und dem Haushalt der lebendigen Körper, vom Mechanismus des Stoffwechsels, von der Mechanik der ersten und zweiten Wege, der Mechanik der Assimilation und Secretion, von der Mechanik der Bewegungen, von der Mechanik der Gestaltbildung. In letzterem Capitel besonders behandelt Lotze ein Thema, welches seitdem das Leitmotiv zu Roux's Entwicklungsmechanik geworden ist. Das Ei bezeichnet er als eine grössere Substanzmasse, aus welcher sich im Beginn der Entwicklung die Anlagen aller Hauptabtheilungen des Körpers bilden. „Aber diese ersten Keime," heisst es dann weiter, „sind nicht nur innerlich noch ungegliedert und erwarten erst von der Zukunft eine Zerfällung in feinere Organisationselemente, sondern auch ihre gegenseitige Lage ist nur in weiten Umrissen bestimmt. Erst eine grosse Mannigfaltigkeit mechanischer Verschiebungen, Dehnungen, Verwachsungen, aus der ungleichförmigen Fortbildung einzelner Theile entspringend, rückt sie allmählich in die Lageverhältnisse, die sie später einnehmen sollen; und umgekehrt wirkt jeder dieser mechanischen Processe mitbestimmend

auf die Möglichkeit noch weiter fortschreitender Organisation der verschobenen Theile zurück. Hierin nun ist der Thierkörper während seiner ersten Bildung der Erdrinde einigermaassen zu vergleichen; nur sind es nicht ungeordnete, vulkanische Eruptionen, welche die Schichten seines Bildungsmateriales in die unregelmässige Mannigfaltigkeit einer Landschaft verwerfen; sondern geordnete Impulse, die von einigen Bildungsherden ausgehen, bringen zuerst das gleichförmige Entwicklungsmaterial in differente Lagen, in denen es sich fernerhin auch zu differenten Gestalten umwandelt" (Nr. 35, S. 342).

Und an einer anderen Stelle (Nr. 35, S. 353) heisst es: „Da alle Theile unter einander zusammenhängen, so erzeugt dieser primäre Vorgang eine Menge secundärer Lageveränderungen, die theils als Verschiebungen, Ausbuchtungen, Einstülpungen oder Dehnungen nur erscheinen, theils wirklich auf diesem Wege durch mechanischen Zug und Druck hervorgebracht werden. Diese Ortsveränderungen sind in der ersten Entwicklung von grosser Weite, und sie führen, indem sie früher entfernte Theile nähern, andere entfernen, wiederum Gelegenheiten zu Einwirkungen herbei, durch welche bald die Verwachsung der ersteren, bald eine Trennung der Continuität in den letzteren entsteht. Ein grosser Theil der spätern Gestaltsverhältnisse ist deshalb gar nicht auf irgend eine actuelle Weise in der ersten Anlage begründet, sondern der Effect der Bewegungen, in welche das Gebildete durch den Fortgang seiner Entwicklung geräth."

Im Uebrigen fielen Ideengänge, wie sie Lotze entwickelte, schon zu seiner Zeit auf einen sehr empfänglichen und vorbereiteten Boden. Seit Kant, seit Casp. Fr. Wolff's

Theorie der Generation, seit La Mettrie's Buch „L'homme machine", welches bei seinem Erscheinen so viel Entrüstung hervorrief, seit der Schule der französischen Encyclopädisten hatte die materialistisch-mechanische Naturauffassung nicht nur unter Naturforschern, sondern auch im Laienpublicum kräftige Wurzeln geschlagen. Alle bahnbrechenden Forscher weisen auf dies Ziel. So erkennt Carl Ernst von Baer als die Aufgabe der Entwicklungslehre, „die bildenden Kräfte des thierischen Körpers auf die allgemeinen Kräfte oder Lebensrichtungen des Weltganzen zurückzuführen". Desgleichen geht Schwann in seinen mikroskopischen Untersuchungen von der Voraussetzung aus (35, S. 226): „Einem Organismus liegt keine nach einer bestimmten Idee wirkende Kraft zu Grunde, sondern er entsteht nach blinden Gesetzen der Nothwendigkeit durch Kräfte, die ebenso durch die Existenz der Materie gesetzt sind, wie die Kräfte in der anorganischen Natur. Da die Elementarstoffe in der organischen Natur von denen der anorganischen nicht verschieden sind, so kann der Grund der organischen Erscheinungen nur in einer anderen Combination der Stoffe liegen" etc. Jedenfalls hält es Schwann „für den Zweck der Wissenschaft viel erspriesslicher, nach einer physikalischen Erklärung wenigstens zu streben".

Auf Schleiden's Auffassung wurde schon in der Einleitung hingewiesen. Und so bemerkt denn Du Bois-Reymond schon 1848 in seinen Untersuchungen über thierische Electricität wohl mit Recht, wie das der Lebenskraft zugeschriebene Gebiet von Erscheinungen mit jedem Tage mehr zusammenschrumpfe, wie immer neue Landstriche unter die Botmässigkeit der physikalischen und chemischen Kräfte gerathen, wie zu erwarten sei, dass dereinst die Physiologie

„ganz in die grosse Staateneinheit der theoretischen Naturwissenschaften aufgehe, ganz sich auflöse in organische Physik und Chemie" (9 Bd. II, S. 23).

### b) Die tendenziöse Verwendung des Begriffes Mechanik durch Roux.

Aussprüche von W. Roux: „Wir dürfen uns nicht verhehlen, dass die causale Erforschung der Organismen eine der schwierigsten, wenn nicht die schwierigste Aufgabe ist, an die der Menschengeist sich gewagt hat."
Wilhelm Roux, A. f. E. S. 21.

„Die Entwicklungsmechanik muss sich, wie jede neue Richtung in der Wissenschaft, die ihr gebührende Stellung erst nach und nach erwerben."
Wilhelm Roux, Ges. Abh. S. 90.

Nachdem im Jahre 1880 die Aufmerksamkeit auf Lotze's „Mechanik der Gestaltbildung" durch Rauber (Zusatz 1) neu hingelenkt worden ist, hat wieder Roux, welcher uns in seinen ersten entwicklungsmechanischen Schriften selbst mittheilt, eine grosse Anregung aus Lotze's „allgemeiner Physiologie des körperlichen Lebens" erhalten zu haben, das Wort Mechanik in tendenziöser Weise benutzt. Allein die Tendenz ist jetzt eine ganz andere geworden!

Lotze hat in seinen oben angeführten Schriften die Stellung und Beziehung der Biologie zur Physik und Chemie erörtern und klarlegen wollen, dass im gesammten Erscheinungsgebiet der Natur dieselben allgemeinen Naturkräfte wirksam sind. Er bekämpfte daher den Vitalismus, eine zu seiner Zeit noch weit verbreitete Richtung, welche zur Erklärung des Lebens die Annahme besonderer, der Welt des Unorganischen fremder Lebenskräfte glaubte annehmen zu müssen. Im Gegensatz zur vitalistischen kennzeichnete Lotze seine Auffassung im philosophischen Sinne als eine mechanistische. Die mechanistische

Auffassung von Lotze hat sich rasch den Sieg in der biologischen Forschung errungen. Ohne auf Widerspruch zu stossen, kann ich wohl behaupten, dass die gesammte Biologie seit vielen Decennien auf dem Standpunkt von Lotze steht, dass das Organische nur eine höhere Form des Mechanischen ist. Hat doch diese mechanistische Auffassung eine mächtige Verstärkung ihrer Stellung durch die darwinistische Richtung erfahren, welche gleichfalls stets die Einheit aller Naturvorgänge (den Monismus) und den Ursprung der Lebewelt aus dem Anorganischen lehrt und sogar den Versuch gemacht hat, die Anpassung der Lebewesen an ihre Umgebung, die „Zweckmässigkeit“ und die Vervollkommnungsmöglichkeit ihrer Organisation ohne Zuhilfenahme von Teleologie durch den Kampf um's Dasein „mechanisch“ zu erklären. Es hiesse daher offene Thüren einrennen, wollte man jetzt noch, wie es Lotze gethan hat, für eine mechanistische Auffassung der Lebewelt zu Felde ziehen.

Darum sage ich: die Tendenz, die Roux mit dem Worte Mechanik verbindet, ist eine andere geworden! Aber welche? Die Tendenz besteht jetzt darin, dass Roux eine neue, höhere Art der entwicklungsgeschichtlichen Forschung inauguriren will, im Vergleich zu welcher ihm die bisher herrschende Arbeitsrichtung in der Anatomie nur als eine untergeordnete Vorstufe und als nicht mehr recht wissenschaftlich erscheint.

In jeder seiner Schriften spricht Roux diese Tendenz sehr unverblümt aus; so auch in folgendem charakteristischem Satz (47 Bd. I S. 29):

„Carl Gegenbaur hat in der Einleitung zu seinem „morphologischen Jahrbuch“ die erkenntnissvollen Worte gesprochen:

›Wohl wird die Zeit kommen, da auch für die Morphologie das Wandelbare der Ziele und damit auch des Strebens sich erweist und da andere Probleme und andere Methoden an die Stelle der gegenwärtigen treten werden.‹

Dieses neue Ziel ist das der Entwicklungsmechanik.“

Das Wort Mechanik, welches Lotze als Waffe gegen den Vitalismus benutzte, will Roux zur Fahne machen, unter welcher sich Alles, was höhere biologische Wissenschaft, was Zukunftswissenschaft, was Entwicklungsmechanik treiben will, sammeln soll.

Analoge Erscheinungen sind in der Biologie, welche sich in unserem Jahrhundert wie wenig andere Wissenschaften in lebhaften Gärungsprocessen befindet, auch früher schon zu Tage getreten. Es sei an die Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie erinnert, in deren Titel das Wort „wissenschaftlich“ als Prädicat der Zoologie uns jetzt sonderbar anmuthet, da es doch selbstverständlich erscheint, dass die Wissenschaft „Zoologie“ als solche nicht unwissenschaftlich ist. Auch hier tritt in dem Titel eine Tendenz zu Tage, eine Opposition gegen die systematische Zoologie. Lassen sich aber etwa beide Forschungsrichtungen als wissenschaftlich und als unwissenschaftlich unterscheiden? Fast könnte jetzt der Tag schon nahe gerückt erscheinen, wo die in der Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie niedergelegten Arbeiten in den Augen einer jüngeren Schule als unwissenschaftlich gelten werden, und wo an Stelle der unwissenschaftlich gewordenen „wissenschaftlichen Zoologie“ sich eine **Zoomechanik** an

den Tisch der Wissenschaften setzen wird. Der Anfang ist gemacht. Vorläufig hat sich in der Anatomie die Entwicklungsmechanik gemeldet. Noch muss sie, wie Roux an einer Stelle bemerkt, „sich die ihr gebührende Stellung erst nach und nach erwerben" (s. Aussprüche S. 29). Wohin ihre Ansprüche gehen, haben wir erfahren. Es wird jetzt unsere Aufgabe sein, dieselben noch auf ihre Berechtigung zu untersuchen. Wir fragen daher: Worauf soll die höhere Werthung der Entwicklungsmechanik gegenüber der bishergepflegten Entwicklungslehre beruhen?

Roux will uns hierüber nicht in Zweifel lassen, sondern hat sich mehrfach hierüber deutlich ausgesprochen.

Für ihn bezeichnet die Entwicklungsmechanik die denkbar höchste Stufe der biologischen Forschung, weil sie die „causale Wissenschaft der Organismen ist", „die Wissenschaft von den wirklichen Bildungsursachen, von den verae causae, den gestaltenden Kräften und deren Combinationen, denen das Organismenreich im Ganzen und in jedem Individuum seine Entstehung verdankt" (G. A. S. 59). „Wir dürfen uns nicht verhehlen," bemerkt er (s. Aussprüche S. 29), „dass die causale Erforschung der Organismen eine der schwierigsten, wenn nicht die schwierigste Aufgabe ist, an die der Menschengeist sich gewagt hat, und dass sie, wie jede causale Wissenschaft, nie das Stadium der Vollendung erreichen wird, da jede Ermittlung einer Ursache neue Fragen nach den Ursachen dieser Ursache gebiert" (A. f. E. Bd. I, S. 21).

Im Gegensatz dazu bezeichnet Roux die Entwicklungslehre, wie sie bisher betrieben wurde, als beschreibende oder descriptive. Denn er lässt sie nur auf Erforschung der Thatsachen, nicht der Ursachen gerichtet sein. Er

theilt denn auch die Forscher in zwei Gruppen ein, in „descriptive“ und in „causale“ Forscher (G. A. S. 75), das heisst: in Forscher, welche sich mit dem Studium der Entwicklungslehre in alter Weise, und in solche, welche sich mit ihm nach Roux'scher Methode beschäftigen. Ich glaube hier Roux'sche Methode sagen zu dürfen, da Roux öfters versichert, dass wir uns erst jetzt „am Beginn exacter causaler Forschungen“ befinden (G. A. S. 76), woraus folgt, dass früher causale Entwicklungslehre wohl nicht getrieben worden ist.

Die descriptiven Forscher müssen sich bescheiden, die Vorarbeiten für die causalen Forscher zu liefern. Zwar haben erstere sich schon häufig herausgenommen, selbst causal zu denken. Dafür werden sie aber auch von Roux in seinen Zielen und Wegen der Entwicklungsmechanik auf das Verkehrte ihres Beginnens aufmerksam gemacht (G. A. S. 75): „Nach der Anzahl der bereits über ursächliche Verhältnisse der individuellen Entwicklung vorliegenden Angaben wäre die Entwicklungsmechanik eine der am meisten gepflegten Wissenschaften und selber bereits auf einer hohen Stufe der Entwicklung; denn die Forscher auf dem Gebiete der beschreibenden Entwicklungsgeschichte haben über die Entstehung vieler formaler Bildungen schon recht bestimmte Urtheile ausgesprochen. Doch diesen Urtheilen fehlt fast ausnahmslos eine genügende sachliche Begründung; es fehlen die »Beweise« für die Richtigkeit gerade dieser speciellen Auffassung; wie denn mit den descriptiven Forschungsmethoden an normalen Objecten »sichere« Beweise für ursächliche Zusammenhänge überhaupt »nicht« erbracht werden können. Es wird übersehen, dass aus constanten Beziehungen zwischen normalen Erscheinungen oder

Vorgängen über die vermittelnde Ursache dieser Constanz deshalb keine sicheren Schlüsse gezogen werden können, weil wir die Complicirtheit der normalen Wechselwirkungen noch nicht annähernd übersehen können." „Obgleich diese so wichtige, für die Methode der causalen biologischen Forschung bestimmende Sachlage wiederholt hervorgehoben worden ist, so scheint sie doch bei manchen descriptiven Forschern nur sehr langsam Verständniss zu finden, denn sie fahren fort, ihre bloss descriptiven Beobachtungen causal zu verwerthen und die experimentell gewonnenen Ergebnisse unbeachtet zu lassen."

In consequenter Festhaltung des Gedankens, dass die causale Forschung auf dem Gebiete der Entwicklungslehre erst jetzt beginnt, meint denn auch Roux, dass „die causalen Forscher einen Umweg einschlagen und sich selber ein Armuthszeugniss ausstellen würden, wenn sie ihr Werk damit anfangen wollten, diese mannigfachen, nicht bewiesenen Aussprüche descriptiver Forscher auf ihre Richtigkeit zu prüfen". „Von diesen ganzen Urtheilen ist kaum mehr zu verwerthen, als die Einsicht, dass ungleiches Wachsthum eine der nächsten Ursachen der Gestaltbildung ist" (l. c. S. 76).

In diesen und ähnlichen Aeusserungen zeigt Roux eine erstaunliche Verkennung dessen, was die Entwicklungslehre bis jetzt an wissenschaftlicher Erkenntniss zu Tage gefördert hat, und nicht minder eine Verkennung ihrer Aufgaben, der Mittel und Wege zu ihrer Lösung. Da nun zugleich dieser Forscher als Wortführer einer Richtung auftritt, für welche sein Archiv der Entwicklungsmechanik den Mittelpunkt abgeben soll, so ist es wohl nicht unangebracht, die von Roux mit so viel Emphase vorgetragene Unterscheidung einer

„descriptiven" und einer „causalen entwicklungsgeschichtlichen Forschung", einer alten, den Handlangerdienst verrichtenden und einer neuen, „die schwierigste Aufgabe, an welche sich der Menschengeist gewagt hat", darstellenden Richtung noch einer kritischen Beurtheilung zu unterziehen.

Nach Roux lehrt die bisher geübte „beschreibende" Richtung nur die nackten Thatsachen an Formen und Vorgängen. Eine ursächliche Erklärung davon zu geben und wirkliche Erkenntniss zu verbreiten, ist nach seiner Meinung die erst noch zu lösende Aufgabe der Entwicklungsmechanik. Es ist eine missliche und keineswegs erfreuliche Aufgabe, auseinander setzen zu sollen, von welchem Punkte an Kenntnisse zur Erkenntniss werden, wo das beschreibende Wissen aufhört, und wo das ursächliche Wissen beginnt. Noch fehlt uns ein Instrument für derartige subtile Unterscheidungen. Jedenfalls aber lässt sich eins sagen — denn es liegt klar auf der Hand —: die Entwicklungslehre, wie sie bisher ausgebildet ist, lehrt uns keineswegs nackte zusammenhangslose Thatsachen, sie lehrt uns vielmehr Reihen von Thatsachen, die in einem absolut nothwendigen, ursächlichen Verhältniss zu einander stehen.

Das Gesagte ergiebt sich von selbst aus der besonderen Natur des dem Embryologen vorliegenden Untersuchungsobjectes. Denn der Entwicklungsprocess eines Organismus spielt sich in einer festgeordneten Reihe oder einer Stufenfolge zahlloser wechselnder Erscheinungen oder Thatsachen ab, deren Wechsel darin besteht, dass sich eine Erscheinung in die andere continuirlich umwandelt. Ihre Aufeinanderfolge und ihre Umwandlung ist aber unter gleichbleibenden Bedingungen eine absolut nothwendige, vollzieht sich ebenso nach einem unfehlbaren Naturgesetz, als der in die Luft geworfene Stein nach bestimmter Zeit und mit bestimmter

Geschwindigkeit nach dem Fallgesetz zu Boden sinkt oder die Himmelskörper ihre Bahnen beschreiben. Jede Erscheinung in einem Entwicklungsprocess verhält sich daher zu der ihr vorausgehenden Erscheinung wie die Folge zu ihrem Grund, wie die Wirkung zu ihrer Ursache, wobei wir allerdings, um uns eines logischen Fehlers und eines Uebersehens nicht schuldig zu machen, hinzufügen müssen, dass in jede folgende Erscheinung auch äussere Ursachen, die Umstände oder Bedingungen, fortwährend mit eingehen. Eine lebende Froschkeimblase ist der Grund, welcher mit unfehlbarer Nothwendigkeit zur Entstehung einer Froschgastrula als Folge führt, wenn sonst die äusseren Ursachen oder die Bedingungen zur weiteren Entwicklung erfüllt sind. Für die Worte Grund und Folge kann man ebenso gut auch die Worte Ursache und Wirkung setzen. Daher stellt die entwicklungsgeschichtliche Forschung, welche die Umwandlung der Froschkeimblase in die Gastrula beschreibt, ein ursächliches Verhältniss und, sofern sie das für alle Stadien der Entwicklung des Frosches aus dem Ei thut, das Entwicklungsgesetz des Frosches dar.

In dieser Richtung hat die Forschung seit fünfzig Jahren die wichtigsten causalen Erkenntnisse zu Tage gefördert. Ist nicht causal die Erkenntniss, dass die Eier und Samenfäden einfache Elementarorganismen oder Zellen sind, und dass sie schon als solche, wenn die geeigneten Bedingungen erfüllt sind, alle Ursachen (von den causae externae abgesehen) in sich vereinigen, welche zur Entstehung des neuen Geschöpfes erforderlich sind, und sie sofort auch in Wirksamkeit treten lassen? ist nicht causal die Erkenntniss, welche uns zeigt, in welcher Weise Stufe für Stufe Ursachen und Wirkungen (Zellvermehrung, ungleiches Wachsthum, Einfaltung, Aus-

stülpung etc.) sich in gesetzmässiger Weise abspielen und eine Entwicklungsform nach der anderen in's Dasein treten lassen; dass der Entwicklungsprocess in seinen ersten Gründen auf der fast in's Unendliche fortschreitenden Vermehrung der Eizelle auf dem Wege der Selbsttheilung beruht, dass die Zellen sich nach festen Gesetzen zu Keimblättern zusammenordnen, dass fast alle noch so complicirt gebauten Organe des erwachsenen Thieres nach einigen wenigen, einfachen Wachsthumsprincipien durch Einfaltung und Ausstülpung der Keimblätter oder durch Auswanderung von Zellen aus dem epithelialen Verbande formal entstanden sind?

Rein theoretisch betrachtet liegt die Möglichkeit vor uns offen, dass bei der weiteren Verfolgung des eingeschlagenen Weges die Entwicklungslehre uns sogar zu einer — ich möchte fast sagen — astronomischen Erkenntniss des Entwicklungsprocesses führen könnte. Ich habe schon oben erörtert, welche Aufgaben sich von Seiten des mathematischen Physikers für die Erforschung des Entwicklungsverlaufs stellen lassen: genaue Bestimmung der Grösse und Schwere der Eizelle und der aus ihr hervorgehenden Embryonalzellen auf jedem einzelnen Stadium, desgleichen genaue, in mathematischen Formeln wiederzugebende Berechnung der Bahnen und der wechselnden Geschwindigkeit der Bewegung innerhalb ihrer Bahn für jede einzelne Embryonalzelle, Construction des Gesetzes in einer Entwicklungsformel, aus welcher sich dann für die zehnte, zwanzigste Zellengeneration etc. im Voraus sagen lässt, welche Stellung jede einzelne Zelle im System einnehmen und welche Bewegungsgeschwindigkeit sie in einem bestimmten Moment besitzen muss.

Die Schwierigkeit dieser Zukunftsaufgabe liegt nicht

auf dem Gebiete des „causalen Denkens“, auch nicht auf dem Gebiete der mathematischen Berechnung, da uns die Astronomie ja lehrt, welche Aufgaben hier mit jahrelanger Geduld sich bewältigen lassen, — sie liegt lediglich auf dem Gebiete der Beobachtung. Unserem Beobachtungsvermögen fehlt vor der Hand jede Möglichkeit, die zur Lösung einer solchen Aufgabe erforderlichen Thatsachen herbei zu schaffen. Im Uebrigen will ich auch ganz dahingestellt sein lassen, ob die Lösung einer derartigen Aufgabe überhaupt einen ihrer Schwierigkeit angemessen hohen Erkenntnisswerth in sich bergen würde. Denn nicht jedes in mathematische Formeln eingekleidete Wissen ist an sich schon ein höherer Grad von Wissen; es kann auch völlig werthloses Wissen sein, wie zum Beispiel die mathematische Berechnung der Bewegungen eines Mückenschwarms. Doch darüber an anderer Stelle (S. 94) mehr.

Die hier vorgetragene Ansicht, welche in der Entwicklung eines Organismus ein System ursächlich verbundener Erscheinungen erblickt und daher nicht zögert, die über sie handelnde Wissenschaft auch eine causale zu nennen, weil sie Erscheinungen in ihrem nothwendigen Causalnexus darzustellen hat, will Roux nicht gelten lassen. Er will die gegenwärtige Ableitung der Formbildungen von Faltungen und Ausstülpungen einer Zellenmembran, von Verschmelzungs- und Abschnürungsvorgängen u. dgl. nicht als eine causale Analyse anerkennen, ebenso wenig die Zurückführung der genannten Vorgänge „auf Vergrösserung, Verkleinerung, Umgestaltung, Theilung und Umordnung der Zellen“. Roux nennt diese Unterscheidungen bloss gestaltliche; eine „Analyse aber der organischen Gestaltungsvorgänge nach den Ursachen und deren specifischen Combinationen“ lässt er noch ausstehen (G. A. S. 36, 37).

Derartige und andere höchst unklare Urtheile von Roux finden ihre Erklärung hauptsächlich darin, dass er dem Begriff „Ursache“ eine falsche Fassung gegeben hat. Für ihn ist Ursache gleich Kraft (A. f. E. S. 2 u. 3). „Da man die Ursachen jeden Geschehens Kräfte resp. Energieen nennt,“ bemerkt er, „so kann man als das allgemeine Ziel der Entwicklungsmechanik die Ermittlung der gestaltenden Kräfte oder Energieen“ [1]) bezeichnen. In diesem einen Satze liegt wegen der aus ihm abgeleiteten Consequenzen die Quelle vieler Irrthümer und Selbsttäuschungen, liegt die ganze Unklarheit und eitle Selbstüberhebung des Roux'schen Standpunktes. Daher hat hier unsere Kritik an erster Stelle einzusetzen!

Das Wort Ursache ist nichts weniger als gleichbedeutend mit dem Worte Kraft.

Schon Lotze hat sich gegen die jetzt wieder von Roux beliebte Verwendung des Begriffes energisch ausgesprochen. „Man kann,“ bemerkt er, „die tiefen Irrthümer der Physiologie nicht kürzer beisammen finden, als in der oft gebrauchten Definition, dass die Kraft die unbekannte Ursache der Erscheinungen sei. In ihr lernen wir nicht bloss die Kraft als ein Ding kennen, da sie doch immer nur der Grund eines Geschehens sein kann“ u. s. w. (34, S. XIX).

[1]) Eine ähnliche Definition des Zieles giebt Dreyer in seinen Zielen und Wegen biologischer Forschung in dem Satz (6, S. 78): „Einer ätiologisch-mechanischen Forschungsperiode wartet die Aufgabe, den verwickelten Kräftecomplex, den wir unter dem Namen des Lebens begreifen, in seine constituirenden elementaren Kräfte aufzulösen und die Lebenserscheinungen und -Formen(!) durch Zurückführung auf elementare, physikalisch-chemische Kräfte und womöglich mathematisch strenge Gesetze auf den festen Boden einer exacten Erklärung zu stellen.“

Nicht minder energisch hat bereits vor Lotze Schopenhauer an vielen Stellen den häufigen Missbrauch der Worte „Ursache und Kraft“ gerügt und sich über ihre Bedeutung eingehend und klar geäussert. „Die Verwechselung der Naturkraft mit der Ursache ist so häufig wie für die Klarheit des Denkens verderblich. Nicht nur werden die Naturkräfte selbst zu Ursachen gemacht, indem man sagt: die Elektricität, die Schwere u. s. f. ist Ursache; sondern sogar zu Wirkungen machen sie Manche, indem sie nach einer Ursache der Elektricität, der Schwere u. s. w. fragen, welches absurd ist“ (Bd. I S. 46). „Etwas ganz Anderes ist es jedoch, wenn man die Zahl der Naturkräfte dadurch vermindert, dass man eine derselben auf eine andere zurückführt, wie in unseren Tagen den Magnetismus auf die Elektricität. Jede echte, also wirklich ursprüngliche Naturkraft aber, wozu auch jede chemische Grundeigenschaft gehört, ist wesentlich qualitas occulta, d. h. keiner physischen Erklärung weiter fähig, sondern nur noch einer metaphysischen, d. h. über die Erscheinung hinausgehenden.“ „Es ist unmöglich, mit seinem Denken im Klaren zu sein, solange darin Kraft und Ursache nicht als völlig verschieden deutlich erkannt werden. Zur Verwechselung derselhen führt aber sehr leicht der Gebrauch abstracter Begriffe, wenn die Betrachtung ihres Ursprungs hei Seite gesetzt wird. Man verlässt die auf der Form des Verstandes beruhende, stets anschauliche Erkenntniss der Ursachen und Wirkungen, um sich an das Abstractum **Ursache** zu halten: bloss dadurch ist der Begriff der Causalität, bei aller seiner Einfachheit, so sehr häufig falsch gefasst worden.“ „Von der Kette der Causalität, welche vorwärts und rückwärts endlos ist, bleiben in der Natur zwei Wesen unberührt: die Materie und die

Naturkräfte. Denn das Eine (die Materie) ist das, an welchem die Zustände und ihre Veränderungen eintreten; das Andere (die Naturkräfte) das, vermöge dessen allein sie überhaupt eintreten können" (Bd. III S. 52).

„Kein Begriff ist in der Philosophie so sehr gemissbraucht worden, als der der Ursache, mittelst des so beliebten Kunstgriffs oder Missgriffs, ihn durch das Denken in abstracto zu weit zu fassen, zu allgemein zu nehmen."

Nach Schopenhauer ist „der allein richtige Ausdruck für das Gesetz der Causalität" dieser (Bd. III S. 49): „Jede Veränderung hat ihre Ursache in einer anderen, ihr unmittelbar vorhergängigen. Wenn etwas geschieht, d. h. ein neuer Zustand eintritt, d. h. etwas sich verändert, so muss gleich vorher sich etwas Anderes verändert haben, vor diesem wieder etwas Anderes und so aufwärts in's Unendliche; denn eine erste Ursache ist so unmöglich zu denken, wie ein Anfang der Zeit oder eine Grenze des Raums."

„Es ist von der höchsten Wichtigkeit, dass man von der wahren und eigentlichen Bedeutung des Causalitätsgesetzes wie auch vom Bereich seiner Geltung vollkommen deutliche und feste Begriffe habe, also vor allen Dingen klar erkenne, dass dasselbe allein und ausschliesslich auf Veränderungen materieller Zustände sich bezieht und schlechterdings auf nichts Anderes, folglich nicht herbeigezogen werden darf, wo nicht davon die Rede ist. Es ist nämlich der Regulator der in der Zeit eintretenden Veränderungen der Gegenstände der äusseren Erfahrung: diese aber sind sämmtlich materiell. Jede Veränderung kann nur eintreten dadurch, dass eine andere, nach einer Regel bestimmte ihr vorhergegangen ist, durch welche sie aber dann als noth-

wendig herbeigeführt eintritt: diese Nothwendigkeit ist der Causalnexus" (Bd. I S. 36).

Ursache und Wirkung bilden eine endlose Reihe, da jede Ursache selbst wieder die Wirkung einer noch früher vorausgegangenen Ursache und jede Wirkung selbst wieder Ursache einer später nachfolgenden Wirkung ist. Was sich verändert, sind die „Dinge, d. h. Zustände der Materie"; „denn nur auf Zustände bezieht sich die Veränderung und die Causalität. Diese Zustände sind es, welche man unter *Form* im weiteren Sinne versteht, und nur die Formen wechseln, die Materie beharrt. *Also ist auch nur die Form dem Gesetz der Causalität unterworfen.* Aber auch die Form macht das Ding aus, d. h. begründet die Verschiedenheit der Dinge, während die Materie als in Allem gleichartig gedacht werden muss" (Bd. III S. 49). „Daher betrifft die Frage nach der Ursache eines *Dinges* stets nur dessen Form, d. h. Zustand, Beschaffenheit, nicht aber dessen Materie, und auch jene nur, sofern man Gründe hat, anzunehmen, dass sie nicht von jeher gewesen, sondern durch eine *Veränderung* entstanden sei. Die Verbindung der *Form* mit der *Materie* giebt das Concrete, welches stets ein Einzelnes ist, also *das Ding*, und die *Formen* sind es, deren Verbindung mit der *Materie*, d. h. deren Eintritt an dieser, mittelst einer Veränderung, dem Gesetze der Causalität unterliegt" (Bd. III S. 50).

„Von der endlosen Kette der Ursachen und Wirkungen, welche alle Veränderungen leitet, aber nimmer sich über diese hinaus erstreckt, bleiben eben dieserhalb zwei Wesen unberührt: einerseits nämlich die Materie und andererseits die ursprünglichen Naturkräfte, jene, weil sie der *Träger* aller Veränderungen oder dasjenige ist, *woran* solche vorgehen; diese, weil sie das sind, *vermöge* dessen die Ver-

änderungen oder Wirkungen überhaupt möglich sind, das, was den Ursachen die Causalität, d. h. die Fähigkeit zu wirken allererst ertheilt, von welchem sie also diese bloss zu Lehen haben. Ursache und Wirkung sind die zu nothwendiger Succession in der Zeit verknüpften Veränderungen: die Naturkräfte hingegen, vermöge welcher alle Ursachen wirken, sind von allem Wechsel ausgenommen, daher in diesem Sinne ausser aller Zeit, eben deshalb aber stets und überall vorhanden, allgegenwärtig und unerschöpflich, immer bereit, sich zu äussern, sobald nur, am Leitfaden der Causalität, die Gelegenheit dazu eintritt. Die Ursache ist allemal, wie auch ihre Wirkung, ein Einzelnes, eine einzelne Veränderung: die Naturkraft dagegen ist ein Allgemeines, Unveränderliches, zu aller Zeit und überall Vorhandenes; z. B. dass der Bernstein jetzt die Flocke anzieht, ist die Wirkung: ihre Ursache ist die vorhergegangene Reibung und jetzige Annäherung des Bernsteins, und die in diesem Process thätige, ihm vorstehende Naturkraft ist die Elektricität" (Bd. I S. 45).

Wir haben somit von dem, was man unter Causalität und unter causalem Forschen zu verstehen hat, einen ganz anderen Begriff als Roux. Mit Schopenhauer, Lotze u. A. nennen wir causal die Forschung und die Wissenschaft, welche uns die Erscheinungen dieser Welt in ihren ursächlichen Zusammenhängen darstellt, das heisst: uns nachweist, dass Erscheinungen in nothwendigem Verhältniss von Ursache und Wirkung zu einander stehen. Wir nennen es daher, wie schon früher erwähnt wurde, ein causales Verhältniss erforschen und erklären, wenn gezeigt wird, wie sich die Gastrula durch Einfaltung aus einer Keimblase, das Rückenmark durch Zusammenfalten einer Zellenplatte zum Rohr anlegt u. s. w.

Soweit die Dinge, welche dem Causalitätsgesetz unterliegen, der sinnlichen Welt angehören, lassen sich ihre ursächlichen Zusammenhänge auch beschreibend darstellen. Wir denken daher von einer descriptiven Wissenschaft, welche, in ihrer Vollendung gedacht, den Causalnexus der Erscheinungen vollkommen beschreibt, sehr hoch und sind der Meinung von Schopenhauer: „Was wir aus seinen Ursachen verstehen, das verstehen wir, soweit es überhaupt für uns ein Verständniss der Dinge giebt.“ In diesem Sinne bezeichnet Kirchhoff (29 S. 1) die Mechanik selbst, welche doch allgemein als der am meisten vollendete Zweig der Naturwissenschaft und als das Vorbild aller übrigen Zweige gilt, „als eine beschreibende Wissenschaft“. „Er stellt als die Aufgabe der Mechanik hin, die in der Natur vor sich gehenden Bewegungen zu **beschreiben**, und zwar vollständig und auf die einfachste Weise zu beschreiben. Er will damit sagen, dass es sich nur darum handeln soll, anzugeben, **welches** die Erscheinungen sind, die stattfinden“; dagegen will er den Begriff „Kraft“, wegen der ihm anhaftenden Unklarheit, dabei ganz aus dem Spiel lassen.

Wie die Begriffe „Ursache und Wirkung“ ist jetzt auch der Begriff „Kraft“, welcher in der Definition der Entwicklungsmechanik eine so verhängnissvolle Rolle spielt, noch einer genaueren Analyse zu unterwerfen.

Die Kräfte, die wir in der uns umgebenden Welt wirken lassen, entziehen sich als solche vollständig unserer sinnlichen Wahrnehmung; sie sind qualitates occultae. Was wir wahrnehmen, sind allein die Dinge oder Erscheinungen der Körperwelt und die an ihnen sich in Raum und Zeit vollziehenden Veränderungen. Sie allein sind daher auch Gegenstand der naturwissenschaftlichen Erkenntniss. Der Begriff Kraft ist ein rein abstracter.

Wir legen in unserem Denken ein Etwas, das wir Kraft nennen, den Dingen bei, wenn wir an ihnen eine Veränderung eintreten sehen, oder anders ausgedrückt: aus einer eintretenden Veränderung schliessen wir auf ein Etwas, das gleichsam wie ein lebendiges Wesen an der ruhenden Erscheinung die Veränderung hervorbringt oder bewirkt. Was dieses Wesen aber eigentlich ist, bleibt dabei vollkommen im Dunkel, und wir können, um uns darüber zu verständigen, jedenfalls nicht mehr thuen, als dass wir auf die Veränderungen in den Zuständen der uns umgebenden Körperwelt hinweisen, welche eben unser Denken zur Annahme des Begriffes Kraft veranlasst haben. Darüber hinaus entzieht sich das Wesen der Kraft vollständig der naturwissenschaftlichen Erkenntniss und ist überhaupt kein Gegenstand ihrer Forschung mehr. Es beschäftigt sich daher, streng genommen, die Physik nicht mit der Erforschung der magnetischen und elektrischen Kraft etc., vielmehr mit der Erforschung von Erscheinungen, welche für unser Denken etwas Gemeinsames haben, das wir unter dem abstracten Begriff der magnetischen, der elektrischen Kraft etc. oder des Magnetismus und der Elektricität zusammenfassen.

Die vollständige und erschöpfende Definition einer bestimmten Naturkraft ist daher nichts Anderes als die zusammenfassende und, soweit es geht, in eine Formel gebrachte oder in Gesetze gefasste Beschreibung einer Summe von Erscheinungen, welche in ihren Veränderungen für unser vergleichendes Urtheil eine Summe gemeinsamer Merkmale darbieten und uns daraus auf ein in ihnen wirkendes gleichartiges Etwas, — das ist eine Naturkraft, — schliessen lassen.

Mit vollem Recht hat daher Kirchhoff, wie oben

erwähnt wurde, als die Aufgabe der Mechanik bezeichnet: die in der Natur vor sich gehenden Bewegungen vollständig und auf die einfachste Weise zu beschreiben, und hat daher die Mechanik als die Wissenschaft von der Bewegung bezeichnet. Denn über das Wesen der für das Zustandekommen der Bewegungen angenommenen Grundkräfte in der Mechanik kann uns die Forschung nicht mehr lehren, als es die auf die einfachste Weise gegebene Beschreibung von den Bewegungen der Körper schon thut.

Angesichts der Aussprüche von Roux und von manchen andern Forschern, welche die Erforschung der gestaltenden Kräfte oder Energien, der causae verae, als die wahre Aufgabe der Biologie hinstellen, scheint es uns an der Zeit, diese Verhältnisse wieder einmal klar zu legen. Etwas Neues sagen wir damit nicht, sondern wiederholen im Wesentlichen nur, was schon mehrfach von Philosophen und von philosophisch geschulten Naturforschern in klarer Weise auseinandergesetzt worden ist, von Schopenhauer, Du Bois-Reymond, von Lotze, Nägeli, Kuno Fischer u. A.

Auf einige ihrer Aussprüche sei noch hingewiesen, um den wichtigen Begriff „Kraft" nach allen Richtungen zu beleuchten.

„Die Irrthümer, die sich in Betreff des Begriffes »Kraft« weit verbreitet finden," bemerkt Lotze, „üben auf die Auffassung der Physiologie im Ganzen ebensosehr wie auf die Gestaltung einzelner ihrer Lehren einen so schädlichen Einfluss aus, dass wir uns ein möglichst genaues Eingehen auf sie hier nicht ersparen können. Kräfte, welches auch die bestimmtere Bedeutung dieser Vorstellung sein mag, sind in der äusseren Natur niemals Gegenstände unmittelbarer Beobachtung; aber aus einer Wahrnehmung von Vor-

gängen in unserem eigenen Innern scheint sich überall ihr Begriff entwickelt zu haben" (35, S. 85). Und an anderer Stelle (34, S. XVIII): „Kräfte zeigt keine Erfahrung, sie sind ein Supplement des Gedankens. Die vergleichende Abstraction leitet zuerst aus den Erscheinungen immer nur allgemeine Gesetze der Beziehung her; sie sagt uns z. B., dass alle im Raum gleichzeitig vorhandenen Körper sich mit zunehmender Geschwindigkeit nähern, deren Beschleunigung den Quadraten der Annäherung proportional ist. Nur Gesetze dieser Art fliessen unmittelbar aus der analysirenden Kritik des Thatbestandes, und sie werden jeder philosophischen Forschung vollkommen genügen. Allein durch einen unwiderstehlichen Hang, über dessen Ursprung man sich aus der Metaphysik unterrichten mag, wird der denkende Geist angetrieben, dasjenige, was den Dingen in ihrem Zusammensein begegnet, als Verdienst oder Schuld, als That überhaupt eines Subjectes anzusehen und die bloss denkbare Möglichkeit, in gewisse Verhältnisse zu kommen, als eine reale Eigenschaft des Dinges zu betrachten und sie so in Gestalt einer den späteren Erfolg herbeiführenden Kraft in das Innere des Dinges zu verlegen. Wir wissen, dass über das Verhalten jedes Seienden gegen andere nicht von ihm selbst, sondern von allgemeinen Gesetzen entschieden wird; insofern ist es eine Fiction, wenn der Begriff der Kraft dennoch das, was dem Dinge nur in Folge der Gesetze unter gewissen Bedingungen zukommt, als ein ihm eigenthümliches Verdienst, Kraft und Tugend ihm zuschreibt." „Wir werden sagen müssen, dass Kräfte gar nichts in den Dingen wirklich Vorhandenes, noch weniger etwas Fertiges, ihnen ein- für allemal Inhärirendes sind, sondern dass die Dinge solche Kräfte zuweilen erlangen, in dem Momente nämlich, wo aus dem Zusammenkommen

ihrer Eigenschaften mit denen anderer in irgend einer Beziehung eine Folge hervorgeht. Die Dinge wirken nicht, weil sie Kräfte haben, sondern sie haben dann scheinbare Kräfte, wenn sie etwas bewirken."

Schopenhauer bezeichnet als Aetiologie die Wissenschaft von den Umwandlungen der Materie, von den Gesetzen ihres Uebergangs aus einer Form in die andere und rechnet zu ihr die Mechanik, Physik, Chemie, Physiologie. „Die Aetiologie lehrt uns, dass nach dem Gesetz von Ursache und Wirkung dieser bestimmte Zustand der Materie jenen anderen herbeiführt, und damit hat sie ihn erklärt und das Ihrige gethan. Indessen thut sie im Grunde nichts weiter, als dass sie die gesetzmässige Ordnung, nach der die Zustände in Raum und Zeit eintreten, nachweist und für alle Fälle lehrt, welche Erscheinung zu dieser Zeit, an diesem Orte nothwendig eintreten muss: sie bestimmt ihnen also ihre Stelle in Zeit und Raum nach einem Gesetz, dessen bestimmten Inhalt die Erfahrung gelehrt hat, dessen allgemeine Form und Nothwendigkeit jedoch unabhängig von ihr uns bewusst ist. Ueber das innere Wesen irgend einer jener Erscheinungen erhalten wir aber dadurch nicht den mindesten Aufschluss: dieses wird Naturkraft genannt und liegt ausserhalb des Gebietes der ätiologischen Erklärung, welche die unwandelbare Constanz des Eintritts der Aeusserung einer solchen Kraft, so oft die ihr bekannten Bedingungen dazu da sind, Naturgesetz nennt. Dieses Naturgesetz, diese Bedingungen, dieser Eintritt, in Bezug auf bestimmten Ort zu bestimmter Zeit, sind aber Alles, was sie weiss und je wissen kann. Die Kraft selbst, die sich äussert, das innere Wesen der mit jenen Gesetzen eintreten-

den Erscheinungen bleibt ihr ewig ein Geheimniss, ein ganz Fremdes und Unbekanntes, sowohl bei der einfachsten wie bei der complicirtesten Erscheinung. Denn wiewohl die Aetiologie bis jetzt ihren Zweck am vollkommensten in der Mechanik, am unvollkommensten in der Physiologie erreicht hat, so ist dennoch die Kraft, vermöge welcher ein Stein zur Erde fällt, oder ein Körper den andern fortstösst, ihrem inneren Wesen nach uns nicht minder fremd und geheimnissvoll, als die, welche die Bewegungen und das Wachsthum eines Thieres hervorbringt (Bd. II, S. 116).

„Die Mechanik setzt Materie, Schwere, Undurchdringlichkeit, Mittheilbarkeit der Bewegung durch Stoss, Starrheit u. s. w. als unergründlich voraus, nennt sie Naturkräfte, ihr vollständiges und regelmässiges Erscheinen unter gewissen Bedingungen Naturgesetz, und danach erst fängt sie ihre Erklärung an, welche darin besteht, dass sie treu und mathematisch genau angiebt, wie, wo und wann jede Kraft sich äussert, und dass sie jede ihr vorkommende Erscheinung auf eine jener Kräfte zurückführt. Ebenso machen es Physik, Chemie, Physiologie in ihrem Gebiet, nur dass sie noch viel mehr voraussetzen und weniger bieten. Demzufolge wäre auch die vollkommenste ätiologische Erklärung der gesammten Natur eigentlich nie mehr als ein Verzeichniss der unerklärlichen Kräfte und eine sichere Angabe der Regel, nach welcher die Erscheinungen derselben in Zeit und Raum eintreten, sich succediren, einander Platz machen: aber das innere Wesen der also erscheinenden Kräfte müsste sie, weil das Gesetz, dem sie folgt, nicht dahin führt, stets unerklärt lassen und bei der Erscheinung und deren Ordnung stehen bleiben“ (Bd. II, S. 117).

„Wir sehen, dass von aussen dem Wesen der Dinge

nimmermehr beizukommen ist: wie immer man auch forschen mag, so gewinnt man nichts als Bilder und Namen" (Bd. II, S. 118). — „Mechanik, Physik, Chemie lehren die Regeln und Gesetze, nach denen die Kräfte der Undurchdringlichkeit, Schwere, Starrheit, Flüssigkeit, Cohäsion, Elasticität, Wärme, Licht, Wahlverwandtschaften, Magnetismus, Elektricität u. s. w. wirken, d. h. das Gesetz, die Regel, welche diese Kräfte in Hinsicht auf ihren jedesmaligen Eintritt in Zeit und Raum beobachten: die Kräfte selbst aber bleiben dabei, wie man sich auch geberden mag, qualitates occultae" (Bd. II, S. 145).

„Es ist ein ebenso grosser, wie gewöhnlicher Irrthum, dass die häufigsten, allgemeinsten und einfachsten Erscheinungen es wären, die wir am besten verständen; da sie doch vielmehr nur diejenigen sind, an deren Anblick und unsere Unwissenheit darüber wir uns am meisten gewöhnt haben. Es ist uns ebenso unerklärlich, dass ein Stein zur Erde fällt, als dass ein Thier sich bewegt" (Bd. II, S. 148).

Schopenhauer bezeichnet daher „ein Naturgesetz als die der Natur abgemerkte Regel, nach der sie, unter bestimmten Umständen, sobald diese eintreten, jedes Mal verfährt: daher kann man allerdings das Naturgesetz definiren als eine allgemein ausgesprochene Thatsache, un fait généralisé, wonach dann eine vollständige Darlegung aller Naturgesetze doch nur ein completes Thatsachenregister wäre" (Bd. II, S. 167).

Denselben Ideengängen wie bei Lotze und Schopenhauer begegnen wir bei Nägeli:

„Da alle Vorstellungen, welche wir von der Natur haben, uns durch die sinnliche Wahrnehmung vermittelt werden, so kann auch unser Erkennen nicht weiter gehen,

als dass wir die wahrgenommenen Erscheinungen mit einander vergleichen und sie mit Rücksicht auf einander beurtheilen" (41, S. 578).

„Wir können nicht nur die verschiedenen Dinge mit einander vergleichen und durch einander messen, sondern wir können auch ein System, eine einheitliche Gruppe von zusammengehörigen Dingen, insofern sie sich verändert, in verschiedenen, auf einander folgenden Zeiten mit sich selbst vergleichen und mit sich selbst messen. Die Erkenntniss der Veränderung ist vollendet, wenn der spätere Zustand als die nothwendige Folge des früheren oder dieser als der nothwendige Vorgänger des späteren nachgewiesen, wenn einer aus dem andern construirt, wenn also die beiden Zustände in das Verhältniss von Ursache und Wirkung gebracht werden können" (S. 580).

„Einen Naturvorgang begreifen heisst gleichsam nichts Anderes als ihn denkend wiederholen, ihn in Gedanken hervorbringen" (S. 582).

„Wir können nur das Endliche, aber wir können auch alles Endliche erkennen, das in den Bereich unserer sinnlichen Wahrnehmung fällt" (S. 585).

„Es wäre ein Irrthum, anzunehmen, dass wir das Zustandekommen des Naturlebens überhaupt aus seinen Ursachen begreifen. Die gleiche Schranke wie in den geistigen finden wir in allen rein materiellen Vorgängen. Wir wissen aus Erfahrung, dass in der unorganischen Welt die Ursache in der Wirkung aufgeht, aber es ist uns unfassbar, wie die Uebertragung geschieht. Wir wissen aus Erfahrung, dass ein in die Luft geworfener Stein auf die Erde fällt, und wir sagen, es geschehe deshalb, weil die Erde ihn anziehe; allein diese Anziehung ist für uns un-

begreiflich." „Was wir wissen, ist, dass zwei von einander entfernte Körper so auf einander wirken, dass sie, wenn kein Hinderniss entgegensteht, sich bis zur Berührung nähern. Worin aber diese Einwirkung besteht, wie dieselbe die gegenseitige Bewegung zu Stande bringt, ist uns gerade so unbegreiflich und wird uns gerade so ein ewiges Räthsel bleiben, wie das Zustandekommen der Empfindung und des Bewusstseins aus den materiellen Ursachen." „Das Nämliche finden wir bei allen materiellen, physikalischen und chemischen Vorgängen. Ein positiv und ein negativ elektrischer Körper bewegen sich gegen einander, zwei Körper mit gleichnamiger Elektricität bewegen sich von einander weg. Wenn wir sagen, dass im ersten Fall Anziehung, im zweiten Abstossung stattfinde, so sind dies nur kurze Ausdrücke, welche Reihen von gleichartigen Vorgängen zusammenfassen, aber keine Erklärungen. Wir gewöhnen uns aber an solche Ausdrücke; sie werden uns nach und nach so geläufig, dass wir glauben, wir begriffen wirklich die durch sie bezeichneten Vorgänge. Deswegen ist denn auch die Ansicht ganz allgemein verbreitet, die Natur in ihren einfacheren unorganischen Erscheinungen biete unserer Erkenntniss keine Schwierigkeiten dar, während die Schwierigkeiten grundsätzlich überall die nämlichen sind" (l. c. S. 595).

„Umfang und Grenze des Erkenntnissgebietes ist verschieden, je nach den mehr oder weniger strengen Anforderungen, die man stellt. Es lassen sich selbst diese Anforderungen so hoch schrauben, dass das Erkennen zur Unmöglichkeit wird." „Die Astronomie wäre nicht mehr Erkenntniss, sondern bloss Wissen und Kunst, wenn zur Erkenntniss auch das Begreifen der Gravitation und Be-

wegung gefordert würde." „Das mögliche ursächliche Erkennen begnügt sich damit, je auf die nächsten Ursachen zurückzugehen" (l. c. S. 626. 627).

Auf den Selbstbetrug, dem man sich häufig hingiebt, indem man glaubt, durch den Gebrauch des Wortes Kraft eine Erscheinung besser begriffen zu haben, macht auch Kuno Fischer in seiner Logik aufmerksam (13 S. 373). „Die Erscheinung sucht man als Acusserung einer Kraft zu begreifen, man muss mithin so viele Kräfte gelten lassen, als wir Erscheinungen haben. Die Welt der Erscheinungen wird in die Welt der Kräfte übersetzt. So braucht diesen Begriff überall das erklärende Denken. Es fasst den Inhalt einer ihm gegebenen Erscheinung in den Begriff der Kraft und erklärt dann durch diesen Begriff die gegebene Erscheinung. So werden die Bewegungserscheinungen übersetzt in bewegende Kräfte; die Erscheinungen des Magnetismus, der Elektricität, der chemischen Verbindungen und Vorgänge werden erklärt durch magnetische, elektrische, chemische Kräfte, die Lebenserscheinungen durch Lebenskraft etc. etc."

„Was also haben wir mit dem Begriff der Kraft gewonnen? Die Wissenschaft und das natürliche Denken wollen diesen Begriff nicht entbehren, der doch, näher betrachtet, so überflüssig und darum so entbehrlich zu sein scheint. Wir setzen, wie es scheint, eine unbekannte Grösse für eine andere und erklären *x* durch *y*. Ist etwa die Lebenskraft bekannter als die Lebenserscheinung, oder die magnetische Kraft bekannter als der Magnetismus? Was also richtet man in der Erklärung der Dinge mit dem Begriffe der Kraft aus?"

„In der That findet sich im Gebrauch dieses Begriffes eine Täuschung, die wir einleuchtend machen und zerstören müssen. Man übersetzt die Erscheinung in die Kraft, die ihr gleichkommt, dann übersetzt man diese Kraft zurück in die Erscheinung und meint jetzt, die letztere erklärt zu haben."

Den Vortheil, den der Begriff Kraft bietet, sieht Fischer darin, dass er die Richtung auf die Einheit der Erscheinungen nimmt, dass er dazu führt, die Zahl der Kräfte zu vereinfachen und auf Grundkräfte zurückzuführen, dass er darin dem Begriff des Gesetzes folgt, der diese Richtung schon bezeichnet und eingeschlagen hat (l. c. S. 375).

Ich schliesse mit Du Bois-Reymond ab, der mehrfach die häufig wiederkehrende falsche Auffassung des Begriffes Kraft gerügt hat. „Die Kraft ist nichts Wirkliches, wie der Vitalismus es sich denkt, nicht ein mit dem materiellen Substrat zusammengefügtes, die Materie, wie sie unseren Sinnen erscheint, ausmachendes Wesen, welches auch von der Materie getrennt selbständig fortbestehen kann. Sie ist nichts als eine zur scheinbaren Befriedigung unseres Causalitätsbedürfnisses eingebildete Ursache von Veränderungen, welche selber das einzig Wirkliche sind, das wir wahrnehmen. Um nach fast einem halben Jahrhundert das Gleichniss zu wiederholen: die Atome sind nicht wie ein Fuhrwerk, davor die Kräfte als Pferde nun vorgespannt, dann davon abgeschirrt werden können [1])" (Bd. II, Nr. 1, S. 17).

[1]) Wie von einer Reihe biologischer Forscher in dem Gebrauch des Wortes Kraft wieder gesündigt wird, dafür liefert uns ein interessantes Beispiel Dreyer in seiner Gerüstbildungsmechanik

Nach diesem Excurs kehren wir wieder zu Roux zurück. In seinen Schriften begegnet uns auf Schritt und Tritt die von Schopenhauer und Lotze getadelte Verwendung der Begriffe „Ursache und Kraft". In ihnen erhält ferner der Begriff der Causalität eine solche Fassung, dass man nicht weiss, was man auf dem Gebiete der Biologie überhaupt noch eine „ursächliche Forschung" nennen soll. Denn wenn Roux als solche „die Ermittelung der gestaltenden Kräfte oder Energieen" bezeichnet, so stellt er der Entwicklungsmechanik eine Aufgabe, welche, streng genommen, die Naturwissenschaft überhaupt nicht erforschen kann, und trägt in ihre Definition gleich alle die Unklarheiten hinein, welche dem Begriff der Kraft anhaften. Bei solcher Unklarheit kann es uns fürwahr nicht Wunder

---

(6, S. 90). Dreyer glaubt gefunden zu haben, dass den zierlichen Gerüsten der Rhizopoden trotz der Höhe ihrer morphologischen Ausbildung doch nur „eine einfache physikalische Bildungskraft, die Oberflächenspannung"(!!), zu Grunde liege. Hierdurch wird er zu folgenden Bemerkungen veranlasst: „Können wir hier nicht sagen: die Rhizopoden können gar nichts dazu, dass sie so schöne Skelette haben? Sind wir hier nicht Zeugen des seltsamen Schauspiels, dass der Organismus selbst nur Handlangerdienste versieht, indem er das Baumaterial nur beschafft und zubereitet, während eine elementare physikalische Kraft, ein fremder Eindringling von aussen, die Rolle eines intelligenten Baumeisters, eines Künstlers spielt und Formen hervorzaubert, die an Formenreichthum und Zierlichkeit alles in der organischen Welt Vorhandene bei Weitem überbieten? Dies wunderbare Symbioseverhältniss — wenn dieser Ausdruck hier noch erlaubt ist — zwischen Organismen und unorganischen Kräften der Aussenwelt scheint allen bisher gewonnenen Regeln der Erfahrung zuwider zu laufen." — Hier wird uns also die Kraft geradezu als eine leibhaftige, von aussen in den Organismus hinein gedrungene Person dargestellt. Eine passende Illustration zu dem von Du Bois-Reymond angeführten Gleichniss.

nehmen, wenn Roux von der gewaltigen Grösse der Aufgabe seiner Entwicklungsmechanik mit einer gewissen ehrfurchtsvollen Scheu redet, als dem „schwierigsten" Unternehmen, „an welches sich der Menschengeist gewagt hat" (A. f. E. S. 21). Die Schwierigkeit besteht eben darin, dass Niemand aus den genauer dargelegten Gründen näher angeben kann, was denn nun eigentlich erforscht werden soll. Es ist genau derselbe Zustand, der eintreten würde, wenn Jemand als die Aufgabe der gesammten Naturwissenschaft die Erforschung der weltbildenden Kraft angeben wollte.

Was sollen wir uns, bei Lichte besehen, unter Ermittelung von gestaltenden Kräften vorstellen? Physik und Chemie kennen solche vor der Hand nicht. Und mit Recht. Denn der Begriff „Kraft" zielt, wenn er mit Nutzen verwandt werden soll, immer auf das Allgemeine der Erscheinungen, auf allgemeine Eigenschaften der Materie; daher er am meisten in der Physik, schon weniger in der Chemie gebraucht wird und in der Biologie ohne Schaden entbehrt werden könnte. Die Verbindung der beiden Worte „gestaltende Kraft" insbesondere schliesst eine naturwissenschaftlich brauchbare Verwendung des Kraftbegriffes geradezu aus. Denn Gestalt ist stets etwas Besonderes, etwas Concretes, wodurch ein Ding sich vor einem anderen Ding auszeichnet. Der Ausdruck „gestaltende Kraft" ist wissenschaftlich ebenso werthlos wie die „Lebenskraft", welche Lotze durch seine mechanischen Lehren hatte beseitigen wollen.

Eine genauere Analyse des Begriffes „gestaltende Kraft oder Energie" wird uns zeigen, wie wenig er leistet und wie wenig einer Erkenntniss durch ihn gedient wird.

Wer von gestaltenden Kräften redet, kommt in die Lage, so viele einzelne Gestaltungskräfte annehmen zu müssen, als es verschiedene Gestalten giebt. Eine Kraft, welche einen Kochsalzkrystall erzeugt, muss von der Kraft, welche einen Krystall von Glaubersalz schafft, ebenso verschieden sein, als das auskrystallisirte Kochsalz sich in seinen Eigenschaften vom auskrystallisirten Glaubersalz unterscheidet. Und Gleiches gilt von jeder thierischen, von jeder pflanzlichen Gestalt. An Stelle des Heeres der organischen Gestalten erhalten wir auf diese Weise nur ein Heer von gestaltenden Kräften.

Im Organismenreich zerfällt uns aber der Begriff „gestaltende Kraft" unter unseren Händen noch weiter. Jede organische Gestalt entwickelt sich, wie wir wissen. Im Entwicklungsprocess eines Thieres folgen sich zahlreiche Gestaltungen auf einander, die sich eine in die andere gesetzmässig umwandeln. Folglich müssen wir, wenn wir die Besonderheit einer Gestalt als das Ergebniss einer gestaltenden Kraft bezeichnen, consequenter Weise auch so viele verschiedene gestaltende Kräfte, als es Formstufen in der Entwicklung giebt und eine Umwandlung derselben in einander annehmen; wir müssen zum Exempel der Froschblastula eine Froschgastrula bildende Kraft und dieser wieder eine Neurula bildende Kraft zuschreiben und so weiter jedem Entwicklungsstadium eine Kraft, welche sich in dem nachfolgenden verwirklicht. Es wird Jeder einsehen, dass wir auf diesem Wege mit dem Kraftbegriff in's Gedränge gerathen und dass hier für unsere Erkenntniss nichts gewonnen wird, wenn wir „die Welt der Erscheinungen in die Welt der Kräfte" übersetzen.

Doch vielleicht hilft uns ein anderer Weg. Vielleicht haben wir mehr Glück, wenn wir, wie Roux auch vor-

schlägt, die Kraft, welche eine zusammengesetzte Gestalt erzeugt, in einzelne Componenten, in Combinationen von Energieen (?) zerlegen. Roux gebraucht dafür auch die Ausdrücke „gestaltliche Mannigfaltigkeit producirende Componenten“ oder „complexe Componenten von vorläufig unübersehbarer Complicirtheit“ oder besondere „gestaltend wirkende Combinationen von Ursachen“. „Da die organische Entwicklung in der Production wahrnehmbarer, typisch gestalteter Mannigfaltigkeit bestehe,“ heisst es, „so seien zur Entstehung typischer Mannigfaltigkeit selbstverständlich auch besondere typische Combinationen von Ursachen (s. Energieen) nöthig“ (A. f. E. S. 4). „Vermöge der Complicirtheit ihrer Zusammensetzung müsse man diesen Componenten Eigenschaften zuertheilen, welche von denen der anorganischen Wirkungsweisen oft so erheblich verschieden seien, dass sie den Leistungen dieser nicht nur sehr unähnlich seien, sondern ihnen zum Theil geradezu zu widersprechen scheinen“ (A. f. E. S. 5). Hierzu fügt Roux noch hinzu, dass es allerdings seiner unmittelbaren Auffassung entspreche, dass auch diese Componenten in letzter Instanz auf anorganischen Wirkungsweisen beruhen.

Eine Zerlegung des Begriffs „gestaltende Kraft“ in Componenten lässt sich wohl am bequemsten in der Weise erreichen, dass man die organische Gestalt in ihre verschiedenen Theile zerlegt und für diese die gestaltenden Kräfte setzt. Man erhält dann anstatt der allgemeinen Gestaltungskraft eine Schaar besonderer gestaltender Kräfte, wie muskelbildende, nervenbildende, leber-, knochenbildende Kraft u. s. w. Auf dem betretenen Wege noch weiter schreitend kann man alle Elementartheile, welche man durch anatomische Analyse und Methode dargestellt hat, als Träger gestaltender Kräfte bezeichnen und dadurch noch eine

weitere Zerlegung in besondere gestaltende Kräfte herbeiführen. In dieser Weise könnte man von einer gestaltenden Kraft der Zelle, des Kerns und der wieder im Protoplasma unterscheidbaren Elementarkörnchen sprechen. (Roux's Isoplassonten, Autokineonten, Automerizonten, Idioplassonten.)

Wird auf diesem Wege etwas gewonnen? Liegt nicht klar auf der Hand, dass der causale Forscher hier nichts Anderes thut, als nur die Ergebnisse des descriptiven Forschers in eine andere Sprache zu übersetzen und seinen durch Analyse gewonnenen Erscheinungen das Wörtchen „Kraft" unterzuschieben?

Roux selbst hat eine Zerlegung der gestaltenden Kraft in Componenten in der consequenten Weise, wie wir es hier gethan haben, um den Gedanken durchzudenken, nicht ausgeführt. Dagegen spricht er, abgesehen von den schon oben angeführten allgemeinen Redewendungen, von Energieen der Entwicklung, der Erhaltung, der Rückbildung, der Zellen und ihrer Elementartheile. Als complexe Componenten führt er anf die elementaren Zellfunctionen: die Assimilation, die Dissimilation, die Selbstbewegung, Selbsttheilung, die Selbstdifferenzirung der Zelle etc., lauter Dinge, welche der descriptive Anatom auf Grund seiner Beobachtnngen den Zellen als Eigenschaften beigelegt hat. Erfahren wir etwa hieraus, was für eine Naturkraft denn nun eigentlich die „gestaltende Kraft" ist, was eine Combination von Energieen, was eine complexe und was eine einfache Componente von ihr ist? Namen, leere Namen und nichts weiter! Auf festen Boden gelangen wir nur da, wo Roux sich der Ergebnisse und Ausdrucksweisen der von ihm so gering geschätzten „descriptiven Biologie" bedient.

Noch ein dritter Weg bleibt zu versuchen, die gestal-

tende Kraft direct in die Grundkräfte der Physik zu zerlegen und die organischen Gestalten direct aus complexen Componenten von Schwerkraft, Cohäsionskraft, chemischen, elektrischen, magnetischen Kräften zu erklären. Dass dieser Weg ebenfalls nicht der rechte ist, braucht kaum einer näheren Darlegung. Zwar sind die Grundkräfte der Natur wie in den unorganischen Körpern auch in den Organismen wirksam und können, wo sie sich in Erscheinungen zeigen, untersucht werden, aber wir können keine „gestaltende Kraft" durch Combination von Schwerkraft, Cohäsionskraft, chemischer, elektrischer Kraft construiren oder durch Vereinigung von ein bischen Schwerkraft, chemischer Kraft, Cohäsionskraft zur Symbiose à la Dreyer organische Gestalt produciren.

Somit fassen wir denn diese ganze Erörterung dahin zusammen, dass es sich mit dem Begriff der „gestaltenden Kraft" oder „Energie" in einer Beziehung genau so verhält, wie mit dem älteren Begriff der Lebenskraft; so wenig wie diese ist sie eine allgemeine Naturkraft, da es keine allgemeine Gestalt, sondern nur besondere Gestalten giebt. Weder die eine noch die andere lässt sich mit den Kräften der Physik vergleichen. Letztere sind wissenschaftlich brauchbare Begriffe, sie lassen sich in ihrer Bedeutung genauer definiren; mit dem Begriff „gestaltende Kraft" lässt sich in der Naturwissenschaft ebenso wenig anfangen, als mit den unzähligen besonderen Kräften, die man im gewöhnlichen Leben jedem Dinge beilegen kann, wenn man von einem activen Zustand desselben reden will (Verdauungskraft des Magens und Darms, Nerven- und Muskelkraft, Kaufkraft des Geldes, Widerstandskraft eines Heeres etc.). Daher ist es naturwissenschaftlich richtiger, von den Erscheinungen, die sich, soweit die Beobachtung

reicht, genau definiren lassen, als von gestaltenden Kräften zu sprechen, die doch immer nur für jeden einzelnen Fall besondere sind, da die Gestalt oder Form stets etwas Concretes ist, durch welches sich ein Ding von anderen unterscheidet.

Wenn irgendwo, so trifft für die Verwerthung des Begriffes Kraft in der causalen Morphologie von Roux der schon früher citirte Ausspruch von Kuno Fischer zu: „In der That findet sich im Gebrauch des Begriffes Kraft eine Täuschung, die wir einleuchtend machen und zerstören müssen. Man übersetzt die Erscheinung in die Kraft, die ihr gleichkommt, dann übersetzt man diese Kraft zurück in die Erscheinung und meint jetzt, die letztere erklärt zu haben."

Darum müssen wir das von Roux aufgestellte Ziel der Entwicklungsmechanik — die Erforschung der gestaltenden Kräfte oder Energieen der Organismen — als ein unklares und wissenschaftlich nicht genauer definirbares bezeichnen, als ein Ziel, bei dessen Bestimmung namentlich gegen den Gebrauch des Begriffes Kraft sich schwerwiegende Bedenken erheben.

Hiermit gehen wir zum zweiten Theil unseres Programms, zu einer Kritik der von Roux empfohlenen Mittel und Wege über, welche zur Erreichung des von ihm aufgesteckten Zieles der „causalen Morphologie" dienen sollen.

## 2. Die Methoden der Entwicklungsmechanik.

Ausspruch von Roux: „Die Universalmethode des causalen Anatomen wird ebenso wenig die Anwendung des Messers wie des Farbstoffes oder des Maasses, sondern einzig die Geistesanatomie, das analytische, causale Denken sein" (G. A. S. 23).

Als die Universalmethode des causalen Anatomen (G. A. S. 13) bezeichnet Roux „das analytische causale Denken"; er nennt sie auch die „Geistesanatomie". Was dieser sonderbare Ausdruck bedeuten soll, entzieht sich unserem Verständniss; denn wie soll eine Zergliederung des Geistes eine Methode sein, um unsere Erkenntniss der Ursachen des organischen Entwicklungsprocesses zu fördern? Doch auch abgesehen von diesem besonderen Ausdruck waren wir bisher der Meinung, dass auf die Ursachen gerichtetes Denken für die Ausbildung aller Wissenschaften erforderlich ist, und dass die Anatomen, welche bisher den Bau der Anatomie zu seiner jetzigen Höhe aufgeführt haben, nicht blosse Messeranatomen, Färbekünstler etc. gewesen sind, sondern dabei des Denkens oder, um mit Roux zu sprechen, des causalen Denkens ebenso wenig als „Universalmethode" haben entbehren können, als die Entwicklungsmechaniker, für welche Roux „das causale Denken" in Privileg nehmen möchte.

Mit dieser wegen ihrer Absonderlichkeit kaum ernsthaft zu nehmenden Ansicht verknüpft Roux den nicht minder sonderbaren Gedanken, dass nur bei Einhaltung einer bestimmten Forschungsmethode in der Biologie mit Erfolg causal geforscht werden könne. Als die causale Forschungsmethode κατ' ἐξοχήν wird das Experiment bezeichnet (A. f. E. S. 10); das Experiment wird in allen Schriften gegen die Beobachtung ausgespielt.

Nach der Meinung von Roux lassen sich auf dem Wege der Beobachtung „mit den descriptiven Forschungsmethoden überhaupt keine sicheren Beweise für ursächliche Zusammenhänge erbringen“ (G. Abh. S. 75), und es sollen die „causalen Ableitungen descriptiver Forscher nur wesentlich darin bestehen, dass sie **glauben**, ihre Ableitung stelle den einfachsten Herstellungsmodus der betrachteten Bildung aus der vorhergehenden dar“ (G. A. S. 76). Roux legt daher so wenig Werth auf die Arbeiten seiner Vorgänger, dass er es für das Beste und Richtigste hält, über sie einfach zur Tagesordnung überzugehen und mit der „causalen“ Zukunftswissenschaft ganz von vorne anzufangen. Wie das Wort „Mechanik“, so hat ihn auch das Wörtchen „causal“ so in seinen Bann genommen, dass er in der Morphologie, in welcher er uns überhaupt erst jetzt am Beginn exacter causaler Forschungen stehen lässt (G. A. S. 76, A. f. E. S. 11), wie schon früher erwähnt wurde, zwei Gruppen von Anatomen unterscheidet: die eine Gruppe sind descriptive Forscher, welche vorwiegend durch Beobachtungen unsere Kenntniss an Thatsachen bereichern, die andere Gruppe sind causale Forscher oder causale Denker, welche sich von jetzt ab des analytischen Experimentes bedienen, die Ursachen der Entwicklung ergründen und durch Feststellung von Naturgesetzen unsere Erkenntniss vermehren (G. A. S. 75).

Es lässt sich daher nicht vermeiden, auf den wissenschaftlichen Werth von Beobachtung und Experiment und auf das Verhältniss beider zu einander hier näher einzugehen, zumal auf manchen Seiten die Neigung vorliegt, das Experiment auf Kosten der Beobachtung zu überschätzen. Demgegenüber kann

nicht genug betont werden, dass Beobachtung das allgemeine und einzige Mittel ist, durch welches sich unser Geist in bewusster Weise mit der Aussenwelt in Verbindung setzt. Ihr verdanken wir das unendliche Material von Vorstellungen, welche uns unsere verschiedenen Sinne von den uns umgebenden Dingen übermittelt haben, und welche uns für weitere Denkprocesse zum Ausgang dienen.

Aber nicht nur zusammenhangsloses Thatsachenmaterial, auch ursächliche Erkenntniss vermittelt uns die Beobachtung. Denn indem wir die Dinge der Aussenwelt durch unsere Sinne wahrnehmen, beobachten wir auch ihre Veränderungen, die in Raum und Zeit vor sich gehen, und erfahren, indem die Veränderungen in unserem Gedächtniss haften, dass Gruppen von Erscheinungen regelmässig wiederkehren, und dass einzelne mit anderen regelmässig und ohne Ausnahme verknüpft sind. Wir beobachten, dass mit dem Aufgang der Sonne der Tag und mit ihrem Niedergang stets die Nacht anbricht, oder dass der Blitz den Donner zur Folge hat, und so zwingt die vielmals und stets in derselben Weise sich wiederholende Beobachtung unserem Denkprocess den Schluss ab, dass der Aufgang und der Niedergang der Sonne den Wechsel der Tageszeiten zur Folge haben, und dass der Blitz eine Ursache des Donners ist. So haben gewissermaassen, wie schon an anderer Seite hervorgehoben worden ist, die erhabenen, in steter Gleichmässigkeit sich wiederholenden Naturvorgänge unserem Denken das Causalitätsgesetz eingeprägt. Je mehr in dieser Weise verschärfte Beobachtung uns mit einem stetig wachsenden Material causal verknüpfter Vorstellungen bereichert, um so mehr wächst auch die Kraft und das Streben, alle in der Erscheinungswelt vor sich gehenden Veränderungen an dem

Leitfaden der Causalität in das Verhältniss von Ursache und Wirkung zu einander zu setzen.

Nun ist aber klar, dass nur Dinge, soweit sie sich verändern, Gegenstand causaler Erkenntniss sein können. Denn Dinge, die in Raum und Zeit unserer Beobachtung unabänderlich als dieselben erscheinen, können sich unserem Denken weder als Ursache noch als Wirkung darbieten; sie erscheinen uns als todt und ohne Beziehung zu einander. Hier bietet sich unserer Beobachtung ein grosser Unterschied zwischen der unorganischen und der organischen Natur dar. Im Gegensatz zu letzterer sind die unorganischen Körper verhältnissmässig unveränderlich; sie gewähren daher für directe Beobachtung und darauf beruhende causale Erkenntniss nur selten Angriffspunkte. Hier hat sich der mit Bewusstsein beobachtende, d. h. der die Natur erforschende Geist des Menschen ein mächtiges Hilfsmittel in dem Experiment bereitet. Er zwingt die Stoffe, sich zu verändern, und gewinnt so die Möglichkeit, eine ganz neue Welt von Erscheinungen und gegenseitigen Beziehungen zu entdecken, welche der Beobachtung allein für gewöhnlich verborgen geblieben sein würden. Er lässt die Stoffe, indem er sie planmässig zusammenbringt, in zahllosen chemischen Verbindungen lebendig werden, sich trennen und vereinen, oder er lässt an ihnen, indem er sie unter bestimmte Bedingungen versetzt, diese und jene sonst nicht zu beobachtenden Erscheinungen zu Tage treten; er lässt das als Sammellinse geschliffene Glas das durchfallende Licht zu einem Brennpunkt vereinigen, das Glasprisma den Sonnenstrahl in die Farben des Regenbogens zerlegen, den geriebenen Bernstein oder das magnetisch gemachte Eisen plötzlich auf andere Dinge Wirkungen

ausüben, die das anscheinend Todte als mit Kräften begabt, als Sitz eines gewissermaassen lebendigen Princips der Elektricität und des Magnetismus erkennen lassen.

Experiment und Beobachtung verhalten sich daher zu einander wie Mittel und Zweck. Das Experiment ist das Mittel, welches uns, indem es die Stoffe zu Veränderungen zwingt, neue Wege der Beobachtung erschlossen hat. Niemals ist, auch für den experimentirenden Physiker und Chemiker, das Experiment, sondern ohne Zweifel die auf die neu hervorgerufenen Erscheinungen gerichtete Beobachtung die Hauptsache. Daher Manche zwar experimentiren, aber dabei nichts zu entdecken im Stande sind, weil es ihnen an der geschärften Beobachtungsgabe fehlt.

Anders als die unorganische Natur tritt die Welt der Lebewesen dem Forscher entgegen. Sie ist die stets bewegliche, stets veränderliche. Ein Zustand folgt dem andern ohne Unterbrechung. Auf der einen Seite stetigem Untergang theilweise verfallen, erzeugt das Organismenreich sich auf der anderen Seite mit verjüngter Kraft von Neuem, so dass sich im Zerfallen und Neuentstehen der Lebensprocess beständig abspielt. So bietet das Organismenreich schon dem prüfenden Auge des Beobachters eine unerschöpfliche Fülle von Veränderungen dar, ein ergiebiges Feld für Entdeckungen. In seinem Bereich ist es gar nicht nothwendig, erst einen spröden Stoff durch das Experiment gewaltsam zu Veränderungen zu zwingen; man braucht nur die Veränderungen, die der Lebensprocess selbst im Körper von Pflanzen und Thieren fortwährend hervorruft, zu beobachten und in ihren ursächlichen Zusammenhängen zu begreifen. Daher kann die Biologie in ausgedehntem Maasse eine nur unmittelbar beobachtende Wissenschaft sein. Auch ohne

Experiment fehlt es ihr nie an würdigen Gegenständen zur Erforschung.

Vor Allem aber gilt das Gesagte von der Entwicklungslehre der Organismen. Vom befruchteten Ei bis zum fertigen Thier folgt ein Entwicklungsstadium auf das andere, das vorausgehende sich stetig und allmählich in das folgende umbildend; beide im Verhältniss von Ursache und Wirkung, von Grund und Folge zu einander stehend. Alle diese Entwicklungsvorgänge sind einem so strengen Gesetz unterworfen, dass die befruchteten Eier einer Thierart, wenn sie unter denselben Bedingungen sich befinden, an jedem Ort und zu jeder Zeit dem Beobachter die gleichen Entwicklungszustände darbieten. Der Entwicklungsprocess eines Thieres spielt sich mit derselben Nothwendigkeit wie der Umlauf der Gestirne ab. In ihm legt die Natur dem Forscher ihre Geheimnisse offen vor, bietet ihm eine Quelle unermesslicher Erkenntniss, die nicht erst durch das Experiment erschlossen zu werden braucht.

Indem wir in der Erforschung der leblosen und der lebenden Natur zwischen Physik und Chemie auf der einen Seite und zwischen Biologie auf der anderen einen Gegensatz hervorheben, soll nicht unbemerkt bleiben, dass auch die unorganische Natur uns Erscheinungen darbietet, die in ihrer stetigen und gesetzmässigen Veränderung Objecte directer Beobachtung sind. Ich brauche bloss an den Gegenstand der Astronomie, an den Umlauf der Himmelskörper zu erinnern, deren Erscheinungen und ihre Gesetze uns die unverdrossene, über Jahrhunderte sich erstreckende, zählende und messende Beobachtung enthüllt hat. Hier liegt ein Gebiet vor uns, welches dem Experiment unzugänglich ist, dessen Erforschung aber zur Mechanik des Himmels geführt hat, ein Gebiet, das durch die Spektralanalyse wieder

neuerdings der Beobachtung in einer neuen Richtung in wunderbarer Weise erschlossen worden ist.

Auf der anderen Seite kann selbstverständlicher Weise auch nicht in Abrede gestellt, im Gegentheil, es soll hier sogar auf das Nachdrücklichste hervorgehoben werden, dass auf dem Gebiete der Biologie das Experiment ein unschätzbares Mittel sein kann, welches in vielen Fällen der Beobachtung erst ermöglicht, noch tiefer in die Erscheinungen einzudringen. Wer wollte verkennen, dass mit Hilfe des Experiments in der Physiologie, in vielen Zweigen der Morphologie, in der Pathologie und Medicin schon ganz Hervorragendes geleistet worden ist? So auf dem Gebiete der Physiologie in der Lehre von den Sinnesempfindungen und den Hirnfunctionen, der Verdauung und der Excretion oder auf dem Gebiete der Medicin, auf welchem es genügt, an die Entdeckung der Krankheitsursachen durch Verimpfung von Mikroben, an die Entdeckung des Generationswechsels der Eingeweidewürmer durch die Fütterungsversuche, an die Entdeckung der zahllosen Arzneimittel zu erinnern, welche betäubend, erregend, schlafbringend, fieberstillend auf unsern Organismus einwirken, und so fort.

Aber man vergesse dabei auch nicht, dass in allen diesen Fällen das Experiment nur **ein** Hilfsmittel der Beobachtung bildet und keineswegs den zahlreichen anderen Hilfsmitteln überlegen ist, mit denen der Naturforscher zählend, wägend und messend, vergrössernd und zerlegend in die Erscheinungswelt tiefer einzudringen sucht. Den glänzenden Entdeckungen, welche mit Hilfe des Experiments gemacht worden sind, lassen sich nicht minder zahlreiche, wenn nicht zahlreichere und ebenso glänzende Entdeckungen entgegenstellen, welche durch directe Beobachtung oder unter

Benutzung anderer Methoden als des Experiments gewonnen worden sind.

Auch ist wohl zu beachten, dass die Beobachtung vermittelst des Experiments auf dem Gebiete der Biologie nicht immer den einfachsten und den sichersten Weg, Erkenntniss zu gewinnen, darstellt und häufig viel weniger als die einfache Beobachtung leistet.

Angesichts der weit verbreiteten und schädlichen Ueberschätzung der Bedeutung des Experiments für die Biologie mag das Gesagte noch an zwei Beispielen erläutert werden. Unter vielen anderen Beispielen greifen wir den Befruchtungsprocess und den Blutkreislauf heraus.

Vielfältige Beobachtung hat gelehrt, dass die Eier der meisten Organismen sich nur entwickeln, wenn sie mit dem Samen in Berührung kommen. Daraus erwuchs die Frage, worauf beruht die befruchtende Wirkung des Samens? welcher seiner verschiedenen Bestandtheile, die man unterscheiden kann, ist das befruchtende Princip? die Samenfäden, welche man lange Zeit für Parasiten, den Infusorien vergleichbar, gehalten hat, oder die Flüssigkeit oder gar die Aura seminalis? Man hat sich des Experiments zur Beantwortung der Frage bedient. Spallanzani und Leuckart haben Froschsamen filtrirt, sie haben dann mit dem Filtrat frisch herausgenommene Froscheier befruchtet, ohne dadurch den Entwicklungsprocess anzuregen, während andere Eier, die mit dem Filterrückstand, in welchem sich die Samenfäden befanden, betupft wurden, alsbald sich zu furchen begannen. Sie schlossen daraus, dass die Samenfäden das befruchtende Princip sind. Aber wie unsicher dieser wichtige Schluss ist, und wie die Auslegung des Experiments noch andere Möglichkeiten zulässt, das lehrt uns die Geschichte der Zeugungstheorien. Ausser den Samen-

fäden könnten ja beim Filtriren in dem Filterrückstand auch noch nicht filtrirbare, ihnen anhaftende, wirksame Stoffe zurückgeblieben sein; daher konnte die Meinung laut werden, dass die Samenfäden nicht als solche befruchten, sondern nur insofern sie durch ihre Bewegungen an das Ei einen befruchtenden Stoff heranbringen, welcher hierauf durch die Eihülle in den Dotter durch Diffusion eindringt und ihn zu den weiteren Processen anregt. Nach dieser Contacttheorie von Bischoff würden die Samenfäden bei der Befruchtung etwa nur die Rolle spielen wie die Bienen, welche den Pollenstaub von einer zur andern Blüthe tragen und dadurch die Bestäubung der Narbe vermitteln.

Wie viel weiter als das beschriebene Experiment hat uns die directe Beobachtung des Befruchtungsvorganges an hierfür geeigneten Objecten und mit dem Hilfsmittel des Mikroskops und der mikroskopischen Technik geführt! Die directe Beobachtung beseitigte erst die Parasitentheorie der Samenfäden, indem Kölliker von ihnen nachwies, dass sie thierische Elementartheile, metamorphosirte Zellen sind. Durch directe Beobachtung erfuhren wir dann weiter, dass die Befruchtung in der Verschmelzung zweier Zellen besteht, dass ein Samenfaden in das Ei eindringt, dass sein Kopf, in welchem die Beobachtung uns den Abkömmling eines Kernes der Samenbildungszelle kennen lehrte, sich in einen kleinen Kern umwandelt, welcher sich dem Eikern nähert und mit ihm verschmilzt.

Und noch tiefer sind wir schliesslich durch die häufig wiederholte und immer höhere Ansprüche erhebende Beobachtung in das Geheimniss der Zeugung hineingeführt und durch wahrnehmbare Thatsachen belehrt worden, dass Ei- und Samenkern äquivalente Mengen von Chromatin enthalten, welche bei der Furchung ebenfalls in gleichen

Mengen auf die Tochterzellen vertheilt werden, und dass vor der Befruchtung Ei- und Samenzelle, um für ihre Aufgabe geeignet zu werden, erst noch eine Reifeperiode durchmachen müssen, in welcher sich die eigenthümlichen Reductionstheilungen abspielen. So hat Beobachtung allein oder mit Hilfe nicht experimenteller Methoden ein grosses Erscheinungsgebiet der Entwicklungslehre in kurzer Zeit aufgeklärt und ein sicheres Fundament geschaffen, auf welchem die Lehre von der Vererbung weiter bauen wird.

Zu den grossen physiologischen Entdeckungen, welche zum Theil mit Hilfe des Experimentes gewonnen wurden, gehört die Lehre vom Blutkreislauf. Welche Schwierigkeit bereitete es den älteren Forschern, experimentell festzustellen, in welcher Richtung im Verhältniss zum Herzen das Blut in den Gefässen strömt, welche Bedeutung die Capillaren haben, wie überhaupt der Kreislauf zu Stande kommt! Auch hier enthüllt geschulte Beobachtung an einem geeigneten Object, an einer kleinen durchsichtigen Fisch- oder Amphibienlarve, unter Benutzung des Mikroskops unserem Auge direct das ganze Geheimniss des Blutkreislaufs.

Aus solchen Beispielen erhellt wohl zur Genüge, wie verkehrt es ist, die einfache Beobachtung gering zu schätzen und das Experiment als die causale Forschungsmethode κατ᾽ ἐξοχὴν zu preisen. Dazu kommt noch, dass die Deutung der durch Experimente ermittelten Erscheinungen in der Biologie auf grössere Schwierigkeiten als in der Physik und Chemie stösst. Denn der Lebensprocess ist etwas so Verwickeltes, dass jeder künstliche Eingriff, der ja meistens das Wesen des Experimentes ausmacht, zahlreiche Störungen der verschiedensten Art hervorruft. Zwei in gleicher Weise angestellte Experimente ergeben nicht immer genau das gleiche Resultat. Der Zusammenhang der Er-

scheinungen, das Ergebniss des Experimentes, bleibt zweifelhaft; daher denn in der Biologie über Nichts so viel als über manche Arten von Experimenten gestritten wird. Wie vieldeutig sind die durch Abtragung und Zerstörung einzelner Hirntheile gewonnenen Ergebnisse der Hirnphysiologie! Wie liefert uns die Geschichte der Medicin so manches lehrreiche Beispiel, dass ganze Epochen sich in der Bedeutung unzählige Male wiederholter Experimente geirrt haben, zum Beispiel in der Bedeutung des Aderlasses für die Heilung entzündlicher Krankheiten! Zeigt nicht auch in unseren Tagen die verschiedenartige Beurtheilung der zahllosen Experimente, die mit Tuberkulin und Heilserum an Thieren und kranken Menschen angestellt worden sind, wie vorsichtig man mit einem abschliessenden Urtheil sein muss?

Besonders aber auf dem Gebiete der Entwicklungslehre dürfen wir uns keinen Illusionen über den Werth und die Leistungsfähigkeit eines Experimentes hingeben, wenigstens jener Art von Experiment, welche am häufigsten gepflegt wird. In der Entwicklung eines Thieres aus dem Ei rufen Eingriffe, die wir zum Zweck eines Experiments vornehmen, häufig Störungen hervor, deren Natur und Umfang wir im voraus zu bestimmen ganz ausser Stande sind. Oft ist ihr Endproduct ein Monstrum. Dabei zeigt sich, dass die verschiedensten Eingriffe ähnliche Erscheinungen und Missbildungen bewirken. So haben zum Beispiel beim Froschei Druck, abnorme Temperaturen, mechanische Zerstörung einzelner Theile, Veränderung des Eies durch Centrifugalkraft, chemische Agentien, wenn sie auf einem bestimmten Stadium einwirken, sehr ähnliche Missbildungen zur Folge, obwohl die von aussen einwirkenden Ursachen (causae externae) so ganz verschieden von einander sind.

Somit besteht zwischen einem physikalischen oder chemischen Experiment mit seinen einfacheren Bedingungen und einem entwicklungsgeschichtlichen Experiment ein sehr grosser Unterschied.

Ein Vergleich wird zur Aufklärung des Sachverhaltes noch weiter beitragen. Ein Organismus befindet sich einem äusseren Eingriff gegenüber in einer ähnlichen Lage wie ein ausserordentlich complicirt gebautes mechanisches Kunstwerk oder eine Maschine. In einer Uhr kann eine Verlangsamung, eine Beschleuniguung oder ein Stillstand des Zeigers durch die verschiedenartigsten Umstände veranlasst werden: dadurch, dass ich mit einer Nadel oder einem anderen passenden Instrument einen Druck gegen ein Rädchen ausübe, oder dadurch, dass ich an das Rädchen Säure bringe, wodurch sich Rost bildet, oder dass ich durch locale, in geeigneter Weise hervorgerufene Erhitzung ein Zähnchen am Rade wegschmelze oder dadurch, dass sich das Oel, welches die Reibung im Räderwerk verringern soll, eingedickt oder ein festes Partikelchen sich zwischen zwei Rädchen eingeklemmt hat etc. Auf mechanische, thermisehe, chemische Einflüsse reagirt die Uhr unterschiedslos durch Verlangsamung, Beschleunigung oder Stillstand des Zeigers. Dieselben Eingriffe angewandt auf ein Rädchen einer anderen Zwecken dienenden, complicirten Maschine können auch hier wieder eine Störung des Mechanismus bewirken, die uns ebenfalls die Natur des angewandten Eingriffes nicht erkennen lässt, aber von der Störung im Gange der Uhr ganz verschieden ausfällt. Jede Maschine reagirt also auf den gleichen Eingriff in ihrer besonderen Weise. Entscheidend in allen Fällen ist die ihr eigenthümliche Construction.

Will man über das Wesen und die Wirkungsweise

einer Maschine sich Klarheit verschaffen, so wird man nicht bald diesen, bald jenen Theil anhalten, anstossen und beschädigen, um auf Grund der experimentell erzeugten Störungen sich ein Urtheil zu bilden; ein Mechaniker wird vielmehr einen ganz anderen Weg einschlagen. Er wird die zur Ruhe gebrachte Maschine planmässig in ihre einzelnen Bestandtheile zerlegen, die Art ihrer Zusammensetzung und Aneinanderpassung beobachten, sich klar zu machen suchen, wie die aneinander gepassten Theile in Bewegung versetzt auf einander wirken müssen, und wird sich so ein Verständniss von der Construction der Maschine verschaffen und aus dieser auch die besonderen Wirkungsweisen verstehen lernen.

Nicht anders ist ein Verständniss des Organismus und seiner Entwicklung zu gewinnen.

Experimentelle Eingriffe in den Entwicklungsgang liefern im Grossen uud Ganzen nur Material zur Pathologie der Entwicklung, welche allerdings ein ziemlich umfangreiches und auch nicht uninteressantes Forschungsgebiet ist; sie tragen so namentlich zur Erklärung der durch natürliche Zufälligkeiten erzeugten Missbildungen viel bei. Dagegen müssen wir entschieden in Abrede stellen, dass das Experiment das erfolgreichste Mittel für eine causale Erklärung des normalen Entwicklungsprocesses sein soll. Vielmehr wird stets das Studium der normalen Entwicklungsvorgänge selbst, namentlich auf der Grundlage der vergleichenden Embryologie, uns über das Entwicklungsgesetz besser aufklären, als das Studium experimentell erzeugter Missbildungen.

Daher können wir die Behauptung von Roux nicht gelten lassen: „Sicherheit über ursächliche Ableitungen vermöge allein das Experiment zu geben, sei es „das künst-

liche Experiment" oder „das Naturexperiment" als Variation, Missbildung oder anderes pathologisches Geschehen" (A. f. E. S. 13). Desgleichen müssen wir ganz entschieden die weitere Behauptung zurückweisen, dass durch vergleichende Beobachtung des normalen Geschehens Wirkungsweisen wohl „ermittelt", aber nicht „bewiesen" werden könnten, und dass noch directe Beweise für sie erbracht werden müssten (A. f. E. S. 12). Das ist fast ähnlich, als wenn Jemand behaupten wollte, die Gesetze der Planetenbewegungen seien zwar durch hundertjährige Beobachtungen ermittelt, aber noch nicht bewiesen worden, weil das Experiment fehle. Wozu ein Verhältniss, wenn es wirklich ermittelt und daher über allen Zweifel erhaben ist, noch durch ein Experiment beweisen? Ist etwa das, was die Natur uns selber lehrt, weniger zuverlässig als die Lehren des Experimentators?

Um zu zeigen, in welchem Grade Roux die Bedeutung des Experimentes überschätzt, als ob allein mit seiner Hilfe es möglich sei, ursächliche Erkenntniss su gewinnen, sei noch auf zwei einzelne Fälle näher eingegangen.

Roux hat beim Frosch, was vor ihm schon von Lereboullet und Oellacher an Hecht- und Forelleneiern geschehen war, Missbildungen beobachtet und durch künstliche Eingriffe hervorgerufen, bei welchen die Medullarplatte und die Chorda in eine linke und eine rechte Hälfte getrennt waren, die beide ringförmig eine central gelegene Dottermasse umgaben. Er hat die Missbildung „Asyntaxia medullaris" genannt und von ihr in einer späteren Schrift bemerkt, dass „derartig ermittelte Thatsachen als die ersten festen Grundsteine unserer Erkenntniss von den Vorgängen der Entwicklung betrachtet werden müssen, derart zugleich, dass alle solche Ansichten, welche mit diesen That-

sachen wirklich unvereinbar sind, mit Sicherheit als unrichtig bezeichnet werden können" (G. A. S. 89). Wir antworten darauf, dass eine Missbildung, um erklärt und verstanden zu werden, selbst erst von den Verhältnissen der normalen Entwicklung abgeleitet werden muss, hier zum Beispiel durch den Nachweis, dass der Gastrulationsprocess und die Urmundbildung in einer abweichenden und gestörten Weise verlaufen sind und eine Hemmung des Urmundverschlusses zur Folge gehabt haben. Erst aus Vergleichung der anormalen und der normalen Verhältnisse und aus einer kritischen Beurtheilung derselben erwächst uns das Verständniss. Für sich allein betrachtet ist die als Asyntaxia medullaris beschriebene Missbildung ein unverständliches Curiosum und nichts weniger als ein erster fester Grundstein der normalen Entwicklung. Ich kann nur wiederholen, was ich auch schon an anderer Stelle über den erklärenden Werth der sogenannten Hemmungsmissbildungen ausgesprochen habe: Nicht das Coloboma iridis et chorioideae, die Fissura sterni, die Kiefer- und Gaumenspalten, die doppelten Aorten haben uns gelehrt, dass das Auge als Becher mit einer Spalte an der unteren Fläche, dass das Brustbein aus zwei Hälften, die Kiefer- und Gaumgegend durch Verwachsung seitlicher Fortsätze mit einer medianen Anlage, die Aorta aus zwei Röhren entstehen etc., vielmehr das Studium der betreffenden Entwicklungsvorgänge selbst; und nur insofern lassen sich die genannten Hemmungsmissbildungen erklärend verwerthen, als sie uns zeigen, dass Zustände, die im Kleinen beim zarten Embryo auftreten und vorübergehender Natur sind, ausnahmsweise bestehen bleiben und dann in vergrössertem Maassstabe uns deutlicher zeigen, was einmal im Entwicklungsleben sich ab-

gespielt hat. In dieser Hinsicht sind die Hemmungsmissbildungen sehr lehrreich und haben namentlich für den Unterricht einen nicht zu unterschätzenden didaktischen Werth. Bei alledem will die normale Entwicklung durch sich selbst erklärt werden und nicht durch Artefacte und Monstrositäten. Wenn daher das Studium der normalen Entwicklung zu anderen Ergebnissen führt, als das Studium der Missbildungen, so liegt die grössere Beweiskraft auf der Seite des ersteren.

Der zweite Fall betrifft das Gesetz von der Aufeinanderfolge und Stellung der ersten Furchungsebenen zu einander. Schon im Jahre 1884 hatte ich (19), gestützt auf ein vergleichendes Studium von Eiern, die eine verschiedene Form und eine verschiedene Vertheilung von Protoplasma und von Deutoplasma zeigen, die allgemeine Regel aufgestellt, dass die beiden Pole der Kerntheilungsfigur in die Richtung der grössten Protoplasmamasse zu liegen kommen, etwa in derselben Weise, wie die Lage der Pole eines Magneten durch Eisentheile in seiner Umgebung beeinflusst wird. Es kann daher in einem kugeligen Ei, in welchem Protoplasma und Dotter gleichmässig vertheilt sind, die Axe der central gelegenen Kernspindel mit der Richtung eines beliebigen Radius, dagegen in einem ovalen Protoplasmakörper nur mit seinem längsten Durchmesser zusammenfallen. In einer kreisrunden Protoplasmascheibe stellt sich die Spindelaxe parallel zur Oberfläche in einen beliebigen Durchmesser, in einer ovalen Scheibe dagegen wieder nur in den längsten Durchmesser ein. Aus dieser Regel erklärte ich auch, warum die drei ersten Theilungsebenen eines Eies fast ausnahmslos in den drei Richtungen des Raumes alternirend erfolgen und dabei mehr oder minder senkrecht auf einander stehen.

Nach der Meinung von Roux wohnt nun gleichwohl auch diesem Satz so lange keine Sicherheit inne, als er nicht ausserdem noch direct durch das Experiment erwiesen ist; denn es könnten dieselben typischen Theilungsfolgen der Entwicklung durch andere, wenn auch vielleicht vielmal complicirtere, aber jedenfalls typische Wirkungen hervorgebracht sein. „Mehr als durch hundert weitere, beim normalen Geschehen aufgefundene Uebereinstimmungen mit dieser Regel," bemerkt Roux (A. f. E. S. 12), „wurde die annähernde Richtigkeit derselben durch ein einziges (ich füge hinzu: von Roux vorgenommenes) Experiment bewiesen, indem bei Pressung von Eiern zu abnormer Form die Richtungsfolge der ersten Theilungen in der Weise von der Norm abgeändert wurde, dass auch jetzt wieder die Kernspindeln in der bezeichneten grössten Dimension standen."

Ich selbst habe auch solche Experimente in den verschiedensten Modificationen ausgeführt, zum Beispiel befruchtete Froscheier in enge Glasröhrchen eingesaugt, so dass sie sich in die Länge strecken und Tonnenform annehmen mussten. Wurden die Röhrchen horizontal gelagert, so erfolgte die erste Theilungsebene genau, wie es die Regel verlangt, senkrecht zur Oberfläche der Röhrchenwand und halbirte den Längsdurchmesser des tonnenförmigen Eies. Gewiss ist dies eine schöne Bestätigung der Regel. Warum aber die Thatsache, welche das von Menschen künstlich oval geformte Ei lehrt, lehrreicher sein und einen beweiskräftigeren Schluss gestatten soll, als die Thatsachen, welche die Natur uns lehrt, indem sie den Eiern verschiedener Thierarten ungleiche Formen und manchen auch eine ovale Form gab, kann ich nicht einsehen. Mir ist die Natur ein wenigstens ebenso zuverlässiger Lehrmeister als der

experimentirende Anatom. Ich möchte sogar dem Verfahren der Natur, welches uns in den verschiedenen, sich gegenseitig ergänzenden Naturobjecten und ihren Veränderungen entgegentritt, weil es stets absolut gleichartig ausfällt und die strengste Gesetzmässigkeit zeigt, einen höheren Werth als den menschlichen Experimenten beilegen, deren Ergebnisse immer geringe Variationen darbieten.

Indem ich in den vorausgeschickten Bemerkungen über das Verhältniss von Beobachtung und Experiment Uebergriffen einer einseitig experimentellen Richtung entgegen getreten bin, will ich keineswegs den Erkenntnisswerth eines guten physiologischen und biologischen Experimentes herabsetzen oder gering anschlagen. Wer meine Arbeiten kennt, weiss, dass ich selbst nach mehreren Richtungen Experimente ausgeführt und zumal in letzter Zeit mich viel auf experimentellem Gebiete beschäftigt habe. Um nicht missverstanden zu werden, verweise ich zum Ueberfluss noch auf die Literatur, welche uns in ihren Annalen ja genugsam lehrt, welche grossen Erfolge wir auf vielen Gebieten der Biologie der experimentellen Richtung verdanken, die ja schon sehr alten Datums ist. Ich erinnere an die Versuche über Bastardirung, Pfropfung und Transplantation, an die Studien über Regeneration abgetrennter Körpertheile, über Kreuz- und Selbstbefruchtung, an die experimentelle Erzeugung von Missbildungen, wie sie Dareste und Gerlach geübt haben, an Weismann's Experimente über den Saisondimorphismus der Schmetterlinge etc. Als glänzende Entdeckungen der letzten Jahre schätze ich die von Boveri (3[a]) ausgeführte Bastardbefruchtung kernlos gemachter Eifragmente von Seeigeln,

die Entdeckungen von Driesch (8), Wilson (60), Morgan (38), Zoja (63) etc., dass mechanisch von einander getrennte Embryonalzellen der ersten Furchungsstadien bei Amphioxus, Seeigeln, Medusen etc. sich zu normalen Ganzlarven und bei unvollständiger Trennung zu Zwillingen züchten lassen, die Experimente von Oskar Schultze (53) und Wetzel (58) über künstliche Erzeugung vou Doppelbildungen aus dem Froschei, die von Loeb (32) experimentell erzeugten Heteromorphosen bei Hydroiden, Actinien und Tunicaten, endlich das von Wolff (62) in geistreicher Weise ausgeführte, in meinem Laboratorium durch Erik Müller aus Stockholm (39) vollkommen bestätigte Experiment, welches uns lehrt, dass bei Tritonlarven die durch Operation entfernte Linse des Auges sich aus dem Epithel des Irisrandes, also aus Zellen des Augenbechers, in vollkommen normaler Weise wieder regenerirt.

Es giebt gewiss viele Fragen, denen man sogar nur mit Hilfe des Experimentes auch in der Biologie näher treten kann; diesen aber einen höheren Erkenntnisswerth beizumessen, als Fragen, auf welche uns schon die Beobachtung der Natur mit anderen Methoden Auskunft giebt, liegt kein logischer Grund vor. Die Art des Hilfsmittels, mit welchem eine Entdeckung gemacht wird, entscheidet nicht über ihren grösseren oder geringeren Erkenntnisswerth.

Ich schliesse meine Betrachtung mit einigen Sätzen von Johannes Müller (40, S. 20), in welchen er sich über den Werth von Beobachtung und Versuch ausspricht. Das Urtheil ist ein wenig einseitig und hinsichtlich der Bedeutung des Versuchs zu ungünstig ausgefallen, enthält aber trotz alledem viel Beherzigenswerthes auch für unsere Zeit,

in welcher das Experiment von mancher Seite über Gebühr in den Himmel gehoben oder, um einen Ausdruck von Joh. Müller zu gebrauchen, als das Wort Gottes in der Biologie (40, S. XIX) betrachtet wird.

„Der Umgang mit der lebenden Natur geschieht durch Beobachtung und Versuch. Die Beobachtung schlicht, unverdrossen, fleissig, aufrichtig, ohne vorgefasste Meinung; der Versuch künstlich, ungeduldig, emsig, abspringend, leidenschaftlich, unzuverlässig." „Es ist nichts leichter, als eine Menge sogenannter interessanter Versuche zu machen. Man darf die Natur nur auf irgend eine Weise gewaltthätig versuchen; sie wird immer in ihrer Noth eine leidende Antwort geben. Nichts ist schwieriger, als sie zu deuten, nichts ist schwieriger als der gültige physiologische Versuch."

„Was das Experiment in physiologischen Dingen unzuverlässig macht, ist dies, dass die Antwort der lebendigen Natur auf die Einwirkung des Reagens nicht die Natur des uns als bekannt vorausgesetzten Reagens als wesentlichen Theil in sich enthält. Denn alle Stoffe, alle Reize, auf den Organismus einwirkend, erregen in ihm nicht, was sie selbst sind, sondern ein von ihnen selbst Verschiedenes, die Lebensenergieen des Organismus." „Ueber den Grund der Lebenserscheinung kann demnach der Versuch selbst nicht Aufschluss geben; er kann nur den Bezug der Reize als Ursachen zu den von ihnen der Natur nach verschiedenen Wirkungen im Organismus vervielfältigen, erweitern, d. i. mit einer grösseren Menge ihrer Natur nach unbekannter Lebenserscheinungen vertraut machen."

„Nicht die Natur der Lebenserscheinungen, nur der Umfang derselben wird offenbar durch

den Versuch. Wenn es also der Physiologie darum zu thun ist, den Einfluss der Stoffe und Reize in Wirkungen, welche von diesen selbst verschieden sind, kennen zu lernen, nicht so sehr den Grund dieser Wirkungen zu erforschen, als das System der Ursachen und Wirkungen in dem Conflicte des Organismus und der äusseren Natur logisch zu erweitern, so ist dazu nichts passender als das Experiment. Aber auf diesem niederen Standpunkt sind wir selbst bei der grössten Vorsicht nicht einmal vor Irrthum gesichert. Es ist nichts leichter, als dass wenn wir dem Organismus fragende Bedingungen setzen, auf welche er uns in Wirkungen, die ihrer Natur nach uns unbekannt sind, antworten soll, er in der That gar nicht auf diejenigen Bedingungen antwortet, welche wir ihm zu setzen geglaubt, sondern auf eine ganz andere, die wir unwissend in dem complicirten Versuch mitgesetzt haben. Daher jene Verschiedenheit der Resultate in experimentellen Untersuchungen, jener häufige offenbare Widerspruch mit der leidenschaftslosen Beobachtung. Entweder experimentirt man in's Geradewohl und fängt hinterher zu betrachten an, oder zum Wohl einer vorgefassten Meinung wird so lange experimentirt, bis die Erfahrung, wie man sich auszudrücken pflegt, mit der Theorie zusammenstimmt."

„Die ruhige, einfache Beobachtung führt in's Innere der Probleme, während es ein gefährliches Spiel der Vorbereitung bleibt, einem unzuverlässigen Experimente vertrauensvoll sich hinzugeben." „Beobachten ist ja selbst die wichtigste physiologische Operation; was ist Beobachten Anderes, als das Wesentliche in den Veränderungen, das dem Beweglichen Immanente von dem Zufälligen zu trennen, da vielmehr das Experiment, hier und dorthin

greifend, das Zufällige mit dem Wesentlichen kunterbunt zusammen zu werfen oft genug Anlage zeigt" (40, Einleitung S. XXI).

## Zusammenfassung und Schlussbetrachtung.

Mechanismus, mechanisch und Mechanik sind Worte, die in sehr verschiedenem Sinne gebraucht werden und daher zu Missverständnissen, Unklarheiten und Täuschungen leicht Veranlassung geben, wenn man sich ihrer bald in dieser, bald in jener Bedeutung ohne Unterschied bedient. Erstens dienen die Worte, in philosophischem Sinne gebraucht, zur Bezeichnung der materialistisch-mechanischen Naturauffassung, welche in der Körperwelt ein einheitliches System erblickt, in dem sich alle Veränderungen nach unabänderlichen Naturgesetzen, nach dem Gesetz der mechanischen Causalität vollziehen. Da, wie die ganze moderne Naturwissenschaft im Allgemeinen, so insbesondere auch die Biologie auf diesem Standpunkt steht, kann sie in philosophischem Sinne ihre auf die einheitliche Erklärung der Natur gerichtete und zielende Forschung als eine mechanische bezeichnen; so betitelt zum Beispiel Nägeli (41) seine 1884 erschienene Abhandlung eine „mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre".

Zweitens dient das Wort Mechanik in engerer Bedeutung zur Bezeichnung eines Theils der Physik, welche die Lehre von den Bewegungen der Körper, der grössten und der kleinsten bis herab zu den hypothetischen Atomen, zu ihrem Gegenstand hat. In Verbindung mit der Atomenlehre kann der engere Begriff der physikalischen Mechanik sich so sehr erweitern, dass er wieder eine allgemein philosophische Bedeutung gewinnt, indem man als letztes Ziel

der Naturforschung die Zurückführung aller Naturvorgänge auf die Bewegung von Atomen hinstellt.

In der schärferen physikalischen Fassung ist die Mechanik nur auf wenigen beschränkten Gebieten der Biologie verwendbar. Wie die Physik nicht in allen ihren Theilen Mechanik ist, so ist es noch viel weniger die Chemie, und am weitesten davon entfernt, ein Theil der Mechanik in diesem Sinne zu werden, ist die Biologie und ihr Bestandtheil, die Entwicklungsgeschichte.

Drittens endlich dient das Wort Mechanik, in tendenziöser Weise gebraucht, als Fahne für eine Richtung in der Biologie, welche auf die bisher errungenen Ergebnisse, auf die herrschende Arbeitsweise und ihre Aufgaben mit Geringschätzung herabblickt und sich in Ausmalung von Zielen ergeht, deren Verfolgung nach ihrer Prophezeiung eine unendlich erhabene Zukunftsbiologie herbeiführen soll. In dieser Richtung wird das zu vielseitiger Verwendung geeignete Wort Mechanik in wechselndem Sinne, aber mit solcher Liebe gebraucht, dass es bald, wenn es so weiter geht, zu einem ganz alltäglichen und zugleich nichtssagenden Begriff geworden sein wird, zu einem Begriff, der zugleich auch als Parteifahne unschädlich werden wird, wie Wein in einem Fass, dem man von Tag zu Tag etwas Wasser zusetzt. Indem man, um mehr Spielraum zu gewinnen, die Alles umfassende Mechanik des Philosophen meint, schaut man doch gern platonisch zur Mechanik des Newton empor und sucht von der Sonne ihres Ruhmes auch einen Strahl für die ihr noch so fremde Entwicklungsmechanik zu erhaschen. Um die Biologie zu einer „exacten Naturwissenschaft" zu machen, bemüht man sich, die Lebenserscheinungen möglichst direct aus physikalisch-chemischen Vorgängen zu erklären, und nennt alle Sprünge in dieser Richtung eine

„ursächliche oder causale Morphologie“, wie denn überhaupt die ganze Richtung sich durch ein äusserst empfindlich gewordenes Causalitätsbedürfniss[1]) auszeichnet.

Wer in der Literatur bewandert ist, weiss, dass es auch vor dem Aufkommen der entwicklungsmechanischen Richtung an verwandten Bestrebungen in früheren Zeiten nicht gefehlt hat. Solange es Biologie giebt, hat man bald in dieser, bald in jener Weise versucht, das Organische aus dem Anorganischen direct herzuleiten und zu erklären, sowie die Grenzen zwischen beiden Reichen zu überbrücken, zumal in einer Zeit, in der man von der complicirten Beschaffenheit des Lebenssubstrats noch sehr wenig wusste. Alle aus derartigen Versuchen entstandenen Vorstellungen, auf welche man heutzutage gern das Wort „grob mechanisch“ anzuwenden pflegt, sind immer bald durch die kritisch beobachtende und experimentirende Forschung beseitigt worden. Mit gewissem Recht könnte man jetzt sogar sagen, dass die Kluft zwischen den beiden Naturreichen in demselben Maasse tiefer geworden ist, als sich unsere physikalische und chemische, unsere morphologische und physiologische Erkenntniss der Organismen vertieft hat.

Es ist lehrreich und nützlich zugleich, auch einmal von

---

[1]) So antwortet Dreyer auf den sich gemachten Einwurf, dass eine physikalisch-chemische Richtung der Forschung noch wenig Aussicht auf Erfolg habe, mit dem Satz: „Wäre dem wirklich so, so stände man vor der Alternative, entweder in historisch-speculativer Richtung weiter zu arbeiten oder — und so würden wir uns verhalten — sich von der Biologie als einer Disciplin, auf deren Gebiet man nie hoffen könnte, je zu einer befriedigenden causalen Erkenntniss zu gelangen, überhaupt abzuwenden und sich Disciplinen zuzuwenden, innerhalb deren man mehr Befriedigung seines Causalitätsbedürfnisses findet.“ „Denn das Causalitätsbedürfniss ist in der Tiefe des menschlichen Geistes begründet“ (6, S. 85).

diesem Gesichtspunkt aus sich die Geschichte der Biologie anzusehen.

Da war im 17. Jahrhundert die auf ungeschulter Naturbeobachtung beruhende Lehre weit verbreitet, dass aus faulenden Substanzen Organismen, wie Fliegenmaden etc., direct durch Urzeugung entstehen sollten. Es bedurfte der Untersuchungen und Experimente von Redi und Anderen, um zu zeigen, dass auch hier eine Entwicklung aus Eiern vorliegt. Ihre Zusammenfassung fanden diese Untersuchungen dann in Harvey's bekanntem Ausspruch: „Omne vivum ex ovo."

Trotzdem haben sich in der Helminthologie die Vorstellungen eines directen Ursprungs von Organismen aus in Gärung begriffenen Stoffen bis in den Anfang unseres Jahrhunderts hinein erhalten; Echinocokken sollten direct in der Leber, Coenurus im Gehin, Finnen in den Muskeln, Bandwürmer im Darm durch pathologische und chemisch umgeänderte Zersetzungsprocesse in der Leber-, Hirn- und Muskelsubstanz entstehen. Es gehörten die bahnbrechenden Untersuchungen und Experimente über die Entwicklung und Lebensweise der Eingeweidewürmer von Siebold, Küchenmeister, Leuckart u. A. dazu, um auch hier das „Omne vivum ex ovo" zur Geltung zu bringen.

Zuletzt flüchtete sich die Lehre von der Abiogenesis in das Reich der Mikroorganismen, der Infusorien und der Bakterien, um schliesslich auch aus dieser Verschanzung, aber erst in unseren Tagen, durch die glänzenden Experimente von Pasteur und die höchst vervollkommneten Untersuchungsmethoden von Koch vollständig und definitiv vertrieben zu werden. So ist die Kluft zwischen dem Unorganischen und der Organismenwelt durch Vernichtung der fälschlich construirten Brücken immer wieder geöffnet worden.

Wie hier, so sind auf vielen anderen Gebieten der Biologie alle Vorstellungen, durch welche die Lebensprocesse in allzu einfacher, „grob mechanischer“ Weise erklärt werden sollen, nach einiger Zeit als irrthümlich und verfehlt nachgewiesen worden. Wie einfach stellte sich ein Caspar Friedrich Wolff (61) in seiner Theoria generationis die Neubildung von Organen oder von den Geschlechtsproducten vor. Nach seinen Beobachtungen sollten von den alten, schon fertig vorhandenen Theilen organische Säfte ausgeschieden werden und zum Beispiel bei den Pflanzen am Ende der Zweige die Vegetationskegel oder die Anfänge von Knospen bilden etc.; die abgesonderten Säfte sollten allmählich fester werden, worauf in ihnen durch weiter nachdringende Flüssigkeit Bläschen, Zellen und Gefässe entstehen. Daher sein Ausspruch: „Ein jeder organische Körper oder Theil eines organischen Körpers wird erst ohne organische Structur producirt, und alsdann wird er durch Formation von Bläschen und Gefässen organisch gemacht.“ Nach Wolff's Ansicht ist eine Leber, eine Niere oder irgend ein Pflanzenorgan nach Wegnahme der Gefässe weiter nichts als „ein Klumpen Materie, die zwar die Eigenschaften der thierischen oder pflanzlichen Substanz haben kann, in der aber noch so wenig Organisation oder Structur anzutreffen ist, als in einem Klumpen Wachs.“

Es sei ferner an den Vergleich der Zellbildung mit einer Krystallisation erinnert. Nach der Ansicht von Schleiden und Schwann (55) und vielen Anderen sollen die von ihnen als Zellen bezeichneten Gebilde ähnlich wie Krystalle von Salpeter oder Glaubersalz aus einer organischen Mutterlauge, dem Cytoblastem, gleichsam herauskrystallisiren. Daher stellte denn Schwann, freilich mit grosser Reserve, als Leitfaden für weitere Untersuchungen

die Hypothese auf, „dass die Bildung der Elementartheile der Organismen nichts als eine Krystallisation imbibitionsfähiger Substanz, der Organismus nichts als ein Aggregat solcher imbibitionsfähiger Krystalle ist". Manche Forscher glaubten schon auf experimentellem Wege künstliche Zellen bilden zu können, indem sie einen Tropfen Gummischleim in eine Gerbsäurelösung hineinfallen liessen.

Wie sind auch diese Versuche einer *biomechanischen Erklärung* fehlgegangen! Welche ganz andere Bahnen, als *Schwann* ahnte, hat die fortarbeitende Wissenschaft eingeschlagen! An die Stelle des organischen Krystalls trat die Auffassung der Zelle als eines Organismus, womit wieder eine der vermeintlichen Brücken fiel, die man schon in das Reich der anorganischen Natur geschlagen zu haben glaubte. An Stelle der Entstehung der Zelle durch eine Art Urzeugung aus plastischen Stoffen trat die Lehre von der Selbsttheilung der Zelle und der Satz: „Omnis cellula e cellula". Umfassende biologische Arbeit, eine Fülle glänzender Beobachtungen und sich rasch folgender Entdeckungen auf dem Gebiete der Zellenlehre und der niederen Lebewesen ist zur Begründung der beiden wichtigen Hauptsätze erforderlich gewesen.

Auch in der Physiologie ist die Ernüchterung nicht ausgeblieben, als sie die Wirkungsweisen der Organe schon nach einfach *mechanischen* Gesetzen glaubte erklären zu können. Wir wissen jetzt, dass sich die Secretion der Drüsen und die Resorption der Darmwandungen nicht als einfache Processe physikalischer Diffusion und Endosmose erklären lassen, dass hier Zellenthätigkeiten mitwirken, welche wir weit entfernt sind als chemisch-physikalische Vorgänge darstellen zu können. Wir wissen jetzt, dass die Absonderung des Harns in der Niere kein einfacher

Filtrationsprocess ist, dass auch hier wieder besondere Zellen ihre eigenthümliche, specifische Thätigkeit entfalten, indem sie einzelne, besondere Stoffe auch in minimalen Quantitäten aus der Blutbahn an sich ziehen und wieder in die Harnwege abgeben.

Der Entdecker des Gesetzes der Erhaltung der Kraft, Robert Mayer (37), verglich das Blut einer langsam brennenden Flüssigkeit und bezeichnete es als das Oel in der Flamme des Lebens; jetzt wissen wir durch die Versuche von Pflüger etc., dass die Oxydationsprocesse und die Wärmebildung nicht, wie Mayer und die Physiologen lange Zeit glaubten, innerhalb der Höhlen der Gefässbahn vor sich gehen, sondern überall in den Zellen, besonders während ihrer Thätigkeit.

In ähnlicher Weise hat man auf allen Gebieten der Physiologie erfahren müssen, dass die Processe des Lebens, je gründlicher man sie erforscht, complicirterer Art sind und sich keineswegs immer von physikalischen und chemischen Processen in so einfacher Weise, wie man glaubte, ableiten lassen. Und so wird auch bei manchen über das Ziel hinausschiessenden Bestrebungen der „Entwicklungsmechanik" der Rückschlag nicht ausbleiben. Fühlt sich doch bereits Roux, welcher bisher das Lob der Entwicklungsmechanik als der causalen Morphologie, als der Zukunftswissenschaft, als des höchsten Zieles menschlicher Erkenntniss in allen Tonarten verkündet hat, als Herausgeber des Archivs veranlasst, „unseren jungen Stürmern" (A. f. E. Bd. III S. 441) ein Glas Wasser zur Abkühlung zeitweise anzubieten. „Es fehlt, wie nicht zu verkennen ist," bemerkt er, von einigen anderen Stellen abgesehen, im dritten Band (S. 441), „unseren jungen Stürmern auf dem Gebiete der Entwicklungsmechanik, die in wenigen Jahren dasjenige an causaler

Einsicht in die Ursachen der wunderbaren organischen Gestaltungen erreichen möchten und erreichen zu können glauben, zu dessen Ermittlung mindestens Jahrhunderte(!), wenn nicht Jahrtausende(!!) mühseliger Arbeit nöthig sind, das ausreichende Unterscheidungsvermögen, das richtige Werthurtheil für bloss Vermuthetes, Denkmögliches, Wahrscheinliches, ja (unbewusst) Erschlichenes(!) einerseits und Ermitteltes, Festgestelltes andererseits."

An einer späteren Stelle (A. f. E. Bd. IV S. 41) kehrt dieselbe Klage in anderer Form wieder: „Da ein weiteres Beharren in solchem Vorgehen die junge causale Richtung der Biologie[1]) sowohl in ihren Leistungen, wie in ihrem Ansehen auf's Schwerste schädigen muss, so sei hier auf's Neue auf die Mängel dieses Verfahrens hingewiesen."

Wem fällt dabei nicht die Klage des Zauberlehrlings von Goethe ein:

„ . . . Die Noth ist gross!
Die ich rief, die Geister
Werd' ich nun nicht los."

Zur Unterstützung können vielleicht einige Betrachtungen dienen, welche schon vor einigen Jahrzehnten Lotze und Mach angestellt haben, welche mir aber auch noch in der gegenwärtigen Situation beherzigenswerth zu sein scheinen.

Unter der Ueberschrift: „Von der Brauchbarkeit der physikalischen Begriffe für die Erklärung des Lebens"

[1]) Bezüglich des „junge causale Richtung" vergleiche man den folgenden Ausspruch von Lotze (S. 91), auch Joh. Müller.

bemerkt Lotze (35, S. 62—65): „Die mechanische Erklärung des Lebens ist eine Aufgabe, zu der sich gegenwärtig (1851!) immer mehr Kräfte drängen; auch wir haben sie als eine unerlässliche Forderung bezeichnet. Aber wenn wir beobachten, wie Vieles nicht ohne Geist gegen sie eingewendet zu werden pflegt, so drängt sich uns noch einmal die Frage auf, ob das, was wir wünschen, auch möglich und ausführbar sei. Gewiss, indem wir verlangten, dass das Leben mit allen übrigen Naturerscheinungen einem und demselben Reiche allgemeiner Gesetze des Wirkens untergeordnet werde, war damit noch nicht ausgesprochen, dass dieses Reich von Gesetzen bekannt sei, am wenigsten, dass es nur in denselben Regeln bestehe, deren sich die Physik bei Betrachtung des Unlebendigen bedient. Dass wir das Leben mechanisch erklären müssen, widerrufen wir nicht, dass es aber mit Hilfe und im Sinne dieser Mechanik geschehen müsse, können wir nicht unbesehens behaupten, wie leider so Viele thun, deren Vorliebe für diese Art der Untersuchung auf keiner Vorüberlegung über Entstehung und Gültigkeitsgrenzen der Voraussetzungen beruht, die in den Naturwissenschaften sich allmählich festgesetzt haben."

Und gleich darauf fährt Lotze fort: „Es gehört zu den immer wieder hervortretenden Unbesonnenheiten der jetzt üblicher werdenden mechanischen Physiologie, unbesehen als wahr und sicher, ja als allgemein giltig hinzunehmen, was für ganz abweichende Gegenstände von der Physik bisher als Grundlage benutzt worden ist. Dass aber diese mechanischen Principien einer weiteren Aufklärung gar nicht unbedürftig sind, und dass sie nichts weniger als

zweifellos auf ihren eigenen Füssen stehen, das ist für Jeden leicht einzusehen, der sich der Geschichte ihrer Ausbildung erinnert." „Auch sind wir gänzlich damit einverstanden, dass die wenigsten der Grundbegriffe und Grundsätze der Physik eine wahrhafte objective Geltung besitzen; wir halten die meisten für Fictionen, durch welche die ohnedies schwer zu behandelnde Natur der Objecte und der Ereignisse unseren Untersuchungsmethoden zugänglich gemacht wird." Lotze warnt daher in einer Zeit, in welcher die Vorliebe für mechanische Erklärungen stärker im Wachsen begriffen sei, als das Verständniss ihres Zwecks und ihrer Mittel, allzu bewegliche und phantasiereiche Köpfe vor Ueberstürzung.

In ähnlicher Weise äussert sich Mach (36) in seiner historisch-kritischen Darstellung der Geschichte der Mechanik im Capitel: „Beziehungen der Mechanik zur Physiologie" in den bemerkenswerthen Sätzen (S. 476): „Alle Wissenschaft geht ursprünglich aus dem Bedürfniss des Lebens hervor. Mag sich dieselbe durch den besonderen Beruf, die einseitige Neigung und Fähigkeit ihrer Pfleger in noch so feine Zweige theilen, seine volle frische Lebenskraft kann jeder Zweig nur im Zusammenhang mit dem Ganzen erhalten. Nur durch diese Verbindung kann er seinem eigentlichen Ziele erfolgreich zustreben und vor monströsen, einseitigen Entwicklungen bewahrt bleiben." „Die Theilung der Arbeit, die Beschränkung eines Forschers auf ein kleines Gebiet, die Erforschung dieses Gebietes als Lebensaufgabe ist die nothwendige Bedingung einer ausgiebigen Entwicklung der Wissenschaft. Mit dieser Einseitigkeit und Beschränkung können erst die besonderen intellectuellen ökonomischen Mittel zur Bewältigung dieses Gebietes die nöthige

Ausbildung erlangen. Zugleich liegt aber hierin die Gefahr, diese Mittel, mit welchen man immer beschäftigt ist, zu überschätzen, ja dieselben, die doch nur Handwerkszeug sind, für das eigentliche Ziel der Wissenschaft zu halten." „Durch die unverhältnissmässig grössere formelle Entwicklung der Physik, gegenüber den übrigen Naturwissenschaften, ist nun ein derartiger Zustand unseres Erachtens wirklich geschaffen worden. Den Denkmitteln der Physik, den Begriffen Masse, Kraft, Atom, welche keine andere Aufgabe haben, als ökonomisch geordnete Erfahrungen wach zu rufen, wird von den meisten Naturforschern eine Realität ausserhalb des Denkens zugeschrieben. Ja man meint, dass diese Kräfte und Massen das eigentlich zu Erforschende seien, und wenn diese einmal bekannt wären, dann würde Alles aus dem Gleichgewicht und der Bewegung dieser Massen sich von selbst ergeben."

„Wenn Jemand die Welt nur durch das Theater kennen würde und nun hinter die mechanischen Einrichtungen der Bühne käme, so könnte er wohl auch meinen, dass die wirkliche Welt eines Schnürbodens bedürfe, und dass Alles gewonnen wäre, wenn nur dieser einmal erforscht wäre. So dürfen wir auch die intellectuellen Hilfsmittel, die wir zur Aufführung der Welt auf der Gedankenbühne gebrauchen, nicht für Grundlagen der wirklichen Welt halten."

Desgleichen bemerkt Mach an einer zweiten Stelle: „Wenn die französischen Encyklopädisten des 18. Jahrhunderts dem Ziele nahe zu sein glaubten, die ganze Natur physikalisch-mechanisch zu erklären, wenn Laplace einen

Geist fingirt, welcher den Lauf der Welt in alle Zukunft anzugeben vermöchte, wenn ihm nur einmal alle Massen mit ihren Lagen und Anfangsgeschwindigkeiten gegeben wären, so ist diese freudige Ueberschätzung der Tragweite der gewonnenen physikalisch-mechanischen Einsichten im 18. Jahrhundert verzeihlich, ja ein liebenswürdiges, edles, erhebendes Schauspiel, und wir können diese intellectuelle, einzig in der Geschichte dastehende Freude lebhaft mitempfinden."

„Nach einem Jahrhundert aber, nachdem wir besonnener geworden sind, erscheint uns die projectirte Weltanschauung der Encyklopädisten als eine mechanische Mythologie im Gegensatz zur animistischen der alten Religionen. Beide Anschauungen enthalten ungebührliche und phantastische Uebertreibungen einer einseitigen Erkenntniss. Die besonnene physikalische Forschung wird aber zur Analyse der Sinnesempfindungen führen. Wir werden uns dann der Natur wieder näher fühlen, ohne dass wir nöthig haben, uns selbst in eine uns nicht mehr verständliche Staubwolke von Molekülen oder die Natur in ein System von Spukgestalten aufzulösen."

Mit der Ueberschätzung und Verkennung mechanischer Betrachtungsweise, vor welcher schon Lotze und Mach in den angeführten Sätzen gewarnt haben, findet sich sehr häufig verbunden eine nicht minder übertriebene Werthschätzung der Mathematik für die Behandlung biologischer Aufgaben. Es wird dabei ebenfalls übersehen, dass die Mathematik doch nur ein Denkmittel, nur ein vorzügliches Handwerkszeug des menschlichen Geistes ist, dass aber unendlich viel daran fehlt, dass alles Denken und Erkennen sich jemals nur in

dieser einseitigen Richtung bewegen und dass der Inhalt unseres Geistes jemals durch sie einen erschöpfenden Ausdruck finden könne. Wie selbst ein so geistreicher Forscher wie Fechner (11) den Wirkungsbereich der Mathematik weit über seine natürlichen Schranken ausdehnt, das lehren uns manche Bemerkungen in seinem Aufsatz: Ueber die mathematische Behandlung organischer Gestalten und Processe. Auf eine derselben soll hier eingegangen werden, da sie uns gerade in ihrer Uebertreibung so recht die Einseitigkeit und die Schranken einer mathematischen Erkenntniss vor Augen führt.

Fechner hält es für möglich, wenn man die Mühe nicht scheuen wolle, für jedes menschliche Gesicht eine Approximationsformel aufzustellen, nach welcher sich das Gesicht mit einem solchen Grade der Genauigkeit würde vorzeichnen lassen, dass es Jeder vollkommen getroffen nennen würde. „Jeder, der mit der analytischen Geometrie und den Methoden, Beobachtungen zu Formeln zu combiniren, etwas vertraut ist, wird wissen, dass die Methoden hierzu nicht fehlen. Es würde sich nur darum handeln, eine hinreichende Menge Messungen an dem Gesichte vorzunehmen und diese durch irgend eine Interpolationsformel zu combiniren.“ Selbst die Aufgabe hält Fechner für ausführbar, den verschiedenen Ausdruck eines Gesichtes in Schmerz, Freude, Zorn, Liebe u. s. w. mathematisch zu fassen und das noch Feinere, Individuellere des Ausdrucks in unbestimmbarer Annäherung zu verfolgen, sofern es nur auf deutlich wahrnehmbaren Unterschieden in der Gestaltung der Gesichtszüge beruhe. „So würde eine Sammlung Portraits berühmter Männer in vollem Ernst durch eine Reihe Formeln, aus a, b, c, . . . x, y, z, vertreten werden können, wonach Jeder, der die Sache versteht, im Stande wäre, die Portraits ganz treffend wieder herzustellen.“

Während Fechner durch das angezogene Beispiel die weitgehende Verwendbarkeit der Mathematik in der Morphologie zu veranschaulichen sucht, wollen wir uns desselben bedienen, um an ihm die Unzulänglichkeit mathematischer Formeln, die Einseitigkeit und Zwecklosigkeit des mathematischen Ausdrucks für viele Verhältnisse zu erläutern.

Wir wollen annehmen, dass es durch unsägliche Arbeit und durch bewundernswerthe Geduld und Ausdauer möglich ist, die von Fechner gewünschte Formel für ein von Freude oder Zorn bewegtes Gesicht zu entwerfen. Was wäre damit gewonnen? Der grösste Mathematiker würde auch bei fortgesetzter Uebung nicht im Stande sein, die Formel zu lesen, das heisst, sich aus dem Gewirr der ungeheuren Zahlenausdrücke auch nur ein blasses Bild des mathematisch dargestellten Gesichts im Geiste zu reconstruiren; er würde, wenn er zugleich auch ein Maler wäre, nicht aus der Formel das dazu gehörige Gesicht auf die Leinwand zu entwerfen vermögen. Er würde vielmehr eine unendliche Arbeit und Geduld verwenden müssen, um allmählich nach den Zahlenangaben die mathematische Formel in eine Zeichnung zu übersetzen; der Versuch ist auch in unserer Zeit, wo so viel versucht wird, meines Wissens wohl noch nie gemacht worden, aber sollte es einmal geschehen, so ist doch wohl zu erwarten, dass die durch Construction gewonnene Zeichnung viel weniger die Natur und Aehnlichkeit des Gesichtes wiedergeben würde, als irgend eine beliebige Photographie des gleichen Gegenstandes oder als ein Bild, das ein nur halbwegs geübter Maler im Laufe einiger Stunden mit Kreide auf Papier entwirft. Ein begabter Künstler erfasst in wenigen Augenblicken das durch die Augen seinem Geist über-

mittelte und einverleibte Bild eines Gesichtes und oft so genau, dass er schon bloss aus der Erinnerung ein wieder zu erkennendes Portrait entwerfen kann. Wie unendlich ist hier der Künstler dem construirenden Mathematiker, wie weit der menschliche Geist seinem einseitigen Werkzeug, der Mathematik, überlegen! Man wird nie nach mathematischen Formeln Gesichter malen; man wird stets sich des unmittelbaren Schauens und der unmittelbaren Darstellungsmethode bedienen und eine so gewonnene Sammlung von Portraits berühmter Männer einer Sammlung mathematischer Portraitformeln aus a, b, c, ... x, y, z unfehlbar vorziehen.

# Anhang.

## Kritische Bemerkungen zu den entwicklungsmechanischen Naturgesetzen von Roux.

In dem zweiten Bande seiner gesammelten Abhandlungen hat Roux 20 Aufsätze in einer neuen Auflage zusammengefasst unter dem gemeinsamen Titel „Zur Entwicklungsmechanik des Embryo". Die 20 Aufsätze sollen Grundsteine zum Bau der Zukunftswissenschaft liefern, mit deren Aufgaben und Methoden wir in der vorangegangenen Studie bekannt geworden sind. Mehrere entwicklungsmechanische Naturgesetze werden in ihnen aufgestellt; es sind die Früchte von Reflexionen und damit verbundenen Experimenten, welche Roux während 14 Jahren zur Begründung seiner Entwicklungsmechanik ausgeführt hat.

Ueber diese angeblichen Naturgesetze ist seit einer Reihe von Jahren eine heftige literarische Fehde entstanden, welche besonders zwischen Driesch und Roux geführt wurde, in welche ich aber ebenfalls von Anfang an zu nicht geringem Theile mit verwickelt worden bin. Auf meine Einwände und auf meine Experimente, die an dem Roux-schen Untersuchungsobject selbst, am Froschei, angestellt wurden, hat Roux sofort in zahlreichen Entgegnungen ge-

antwortet, um meine Angaben als irrig und nicht beweisend darzuthun. Ich habe seine Entgegnungen und die damit verbundenen verschiedenen persönlichen Angriffe zunächst auf sich beruhen lassen und drei Jahre geschwiegen, wohl in der richtigen Annahme, dass schwerlich Jemand in meinem Schweigen ein stilles Zugeständniss wird erblickt haben. Wenn ich jetzt trotzdem auf die alte Fehde, welche zwischen Driesch und Roux inzwischen weiter gespielt hat und somit von der Tagesordnung nicht verschwunden ist, auch meinerseits noch einmal zurückkomme, so geschieht es, weil ich in einer besonderen Auseinandersetzung mit den Ergebnissen der Roux'schen Untersuchungen eine nicht unwichtige Ergänzung zu den vorausgegangenen allgemeinen Auseinandersetzungen erblicke. Das bisher von umfassenderen Gesichtspunkten aus erörterte Thema „Mechanik und Biologie" soll hier an besonderen Fällen wie an einzelnen Beispielen noch einmal durchgeführt werden. So schliesst sich der zweite Aufsatz an den ersten in mehrfacher Hinsicht als Ergänzung an.

---

Die Aufgabe, auf deren Lösung Roux in einer grösseren Reihe von Untersuchungen viel Zeit und Arbeitskraft verwandt hat, bezeichnet er als das Problem der Richtungsbestimmung oder der Bestimmung der Richtungen des Geschehens während der ersten Entwicklung des Embryo (G. A. S. 96). Er will feststellen, an welchem Orte und zu welcher Zeit die Hauptrichtungen des Wirbelthierleibes, Hauptaxe und Medianebene, Kopfende und Schwanzende, Queraxe und Dorsoventralaxe, im Eikörper sich erkennen lassen, und durch welche Ursachen sie bedingt werden. Als Object für seine Untersuchungen benutzte er ausschliesslich

das *Froschei*, weil man hier im Stande ist, das ganze sichtbare Geschehen während der Entwicklung auf ein äusseres festes System von Richtungen zu beziehen. Die Quintessenz seiner Ergebnisse hat *Roux* dahin zusammengefasst, „dass *die normale individuelle Entwicklung von Anfang an ein System bestimmt gerichteter Vorgänge ist, welches in festen Beziehungen zu den Hauptrichtungen des späteren Embryo steht, derart, dass jede der ersten vier Furchungszellen nicht bloss einem bestimmten Viertel des Embryo räumlich entspricht, sondern auch für sich im Stande ist, dieses Viertel hervorzubilden*“ (46, S. 873.) *Ein derartiges Geschehen bezeichnet er als Mosaikarbeit.*

Indem die Frage nach der Bestimmung der Richtungen des embryonalen Geschehens bis zum befruchteten Ei zurückgeführt hat, hängt sie zusammen mit der noch allgemeineren und umfassenderen Frage nach der Organisation des Eies am Beginn seiner Entwicklung. Das ist das Feld, auf welchem *Roux* und ich von verschiedenen Ausgangspunkten her einander begegnet und in die literarische Fehde verwickelt worden sind.

Mit der Organisation der Zelle und den hiermit zusammenhängenden Fragen, mit dem Process der Befruchtung, der Bildung der Richtungskörper, der Kern- und Zelltheilung, der Ei- und Samenbildung bei Nematoden etc. habe ich mich seit mehr als 20 Jahren vielfach beschäftigt und bin auf diesem Wege auch zur Erörterung allgemeinerer Probleme geführt worden; ich nenne nur die Erklärung der gesetzmässigen Aufeinanderfolge der Theilebenen in der Eizelle, die Bedeutung der Kernsubstanz und meine Theorie der Vererbung u. s. w.

Ich gebe daher zunächst, soweit es für die Beurtheilung der literarischen Fehde mit Roux von Wichtigkeit ist, einen kurzen Abriss meiner Ergebnisse, wie ich sie im Jahre 1884 veröffentlicht habe in den kurz hinter einander erschienenen zwei Schriften: Welchen Einfluss übt die Schwerkraft auf die Theilung der Zellen? und: Das Problem der Befruchtung und der Isotropie des Eies, eine Theorie der Vererbung.

In der ersten Arbeit (19) besprach ich (Abschnitt I) die schon früher von Haeckel, Balfour u. A. gewürdigte Erscheinung, dass die Eier im Thierreich ausser ihrer verschiedenen Form und Grösse eine sehr verschiedene Organisation zeigen, welche durch die ungleiche Vertheilung mehrerer Substanzen von ungleichem specifischem Gewicht (Eiprotoplasma und Reserve- oder Dotterstoffe) hervorgerufen ist. (Alecithale, centrolecithale, telolecithale, meroblastische Eier etc.) Dabei wies ich nach, dass die Sonderung der verschiedenen Substanzen im Eiraume nicht nur unter dem Einfluss der Schwere erfolgt, sondern vor allen Dingen durch Processe, welche mit der Entwicklung des Eies zusammenhängen, in hohem Grade gefördert wird. Solche Processe sind: 1. die nach Auflösung des Keimbläschens erfolgende Bildung der Richtungskörper und 2. der Befruchtungsact. Denn um die Kerne, wenn sie activ werden (Richtungsspindel, Samenkern), sammelt sich das Protoplasma frei von Dotterkörnern an und kommt bei polar differenzirten Eiern in die Umgebung des nach oben gerichteten animalen Poles zu liegen.

Im zweiten Abschnitt wies ich nach, dass die Lage des befruchteten Kerns im thierischen Ei eine streng gesetzmässige ist und durch zwei Factoren bestimmt wird: 1. durch die äussere Form des Eies und 2. durch die Art

und Weise, wie Protoplasma und Nahrungsdotter im Ei vertheilt sind. Denn „der Kern, von welchem auf das Protoplasma Kraftwirkungen ausgehen, wie die strahlenförmige Anordnung der Plasmatheilchen um ihn lehrt, sucht stets die Mitte seiner Wirkungssphäre einzunehmen.“ (l. c. S. 19.)

In einem dritten Abschnitt stellte ich einige Regeln auf, welche den regelmässigen Verlauf der ersten Furchungsebenen beherrschen: Die Theilungsebene der Zelle wird durch die Stellung der Axe der Kernspindel bestimmt. Denn die erstere muss die letztere immer rechtwinklig schneiden. „Es ist daher a priori richtiger, anstatt nach der Ursache für die Richtung der Theilungsebene der Zelle, nach der Ursache zu forschen, von welcher die Stellung der Kernaxe abhängt, da diese die andere bedingt.“ (l. c. S. 19.) Die Enden der Kernaxe oder Kernspindel, die jetzigen Centrosomen mit ihren Attractionssphären, nannte ich „die Kraftcentra, um welche sich die Plasmatheilchen in zwei Strahlensystemen anordnen, wie die Eisenfeilspäne um die Spitze eines Magneten.“ (Zusatz 2.)

Für die Stellung der Kernaxe fand ich dieselben Factoren wie für die Lage des befruchteten Eikerns maassgebend, nämlich die Form und das Massenverhältniss des im Ei gleichmässig oder ungleichmässig vertheilten Protoplasma, und so formulirte ich den Satz, welchen ich an mehreren Beispielen im Einzelnen erläuterte und als gültig nachwies: „An dem Furchungskern bilden sich die zwei vor jeder Theilung auftretenden Kraftcentra in der Richtung der grössten Protoplasma-Ansammlungen der Eizelle.“ (l. c. S. 20.)

Das Gesammtergebniss fasste ich in die kurze Formel zusammen: „Die Richtung und Stellung der Theilungsebenen hängt in erster Linie von der Organisation der

Zellen selbst ab; sie wird direct bestimmt durch die Axe des sich zur Theilung anschickenden Kerns. Die Lage der Kernaxe aber steht wieder in einem Abhängigkeitsverhältniss zur Form und Differenzirung des sie umhüllenden protoplasmatischen Körpers.“ (l. c. S. 29.)

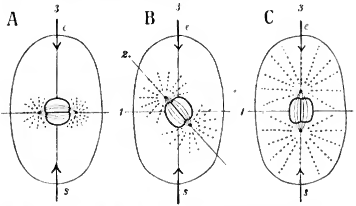



Fig. I. Drei Schemata des befruchteten Eies von Ascaris nigrovenosa, um die Drehung des copulirten Kernpaares zu erläutern. Die Pfeile *e* und *s* zeigen die Richtung an, in welcher sich Ei- und Samenkern auf einander bewegt haben. Richtung *1* ist die Queraxe des Eies, mit welcher die Theilebene später zusammenfällt. Die Linie *2* zeigt die Richtung der Copulationsfläche auf einem Zwischenstadium *B* an.

In den erläuternden Ausführungen habe ich noch weiter hinzugefügt, dass Protoplasma und Kern ihr Lageverhältniss zu einander reguliren können, indem sie wechselseitig auf einander einwirken, ähnlich wie der Magnet und die in seiner Umgebung befindlichen Eisentheilchen. (Zusatz 3.)

Als vorzügliches Beispiel zur Erläuterung dieses Verhältnisses bot sich die interessante Beobachtung von Auerbach dar, auf welche ich schon öfters hingewiesen habe:

Die länglich ovalen Eier von Ascaris nigrovenosa, welche im Eileiter einzeln hinter einander aufgereiht sind (Fig. I.), werden beim Eintritt in die Gebärmutter an ihrem vorangehenden Pol befruchtet, während am entgegengesetzten Pol die Richtungskörper entstehen. Eikern und Samenkern bilden sich daher an zwei entgegengesetzten Enden des ovalen Eies und wandern darauf unter allmählicher Vergröfserung einander entgegen, bis sie, zwei Blasen von ansehnlicher Gröfse, in der Mitte sich treffen, sich fest zusammenlegen und an den Berührungsflächen abplatten. Die abgeplattete Copulationsfläche fällt daher Anfangs mit der Querebenė des ovalen Eies zusammen, dreht sich dann aber so, dass sie in seine Längsaxe zu liegen kommt. Die so eigenthümliche Rotationsbewegung des copulirten Kernpaares wies ich als eine nothwendige Regulirung seiner Lage durch gegenseitige Beeinflussung von Protoplasma und Kern in folgender Weise nach (l. c. S. 21):

Nach den 1883 erschienenen ausgezeichneten Untersuchungen von Ed. van Beneden ist von jedem der conjugirten Kerne die Hälfte seiner Substanz für je einen Kern der beiden Tochterzellen bestimmt. Jede erhält von Ei- und Samenkern gleich viel weibliche wie männliche Tochtersegmente. Die mehrfach bestätigte und ohne Zweifel allgemein gültige Beobachtung schlage ich vor das van Beneden'sche Gesetz zu nennen. Eine derartige Substanzvertheilung, so folgerte ich damals, ist nur möglich, wenn das Kernpaar durch eine Ebene halbirt wird, welche ihre Berührungsfläche (Copulationsfläche) rechtwinklig schneidet. Folglich müssen sich an zwei opponirten Punkten der letzteren die Attractionscentren, welche die Lage der Kernaxe bedingen, entwickeln und somit ebenfalls in die

Querebene des Eies zu liegen kommen. Hieraus würde sich wieder ergeben, dass die erste Theilungsebene das Ei der Länge nach halbiren müsste, was die unzweckmässigste und mit der grössten Arbeit verbundene Richtung wäre und den oben aufgestellten Regeln widerspräche. Daher muss die durch den Befruchtungsverlauf bedingte Ausgangsstellung des copulirten Kernpaares geändert werden, sowie mit dem Auftreten der zwei Attractionscentren Kern und Protoplasma in regulirende Wechselwirkung treten. Die Attractionscentren müssen sich nach dem von mir entwickelten Gesetz unter Drehung des Kernpaares so einstellen, dass sie in die Richtung der grössten Protoplasmaansammlungen zu liegen kommen, wodurch die Kernaxe mit der Eiaxe zusammenfällt. Erst auf Grund einer derartigen nothwendigen Regulirung der Stellung des Kernpaares kann im ovalen Ei von Ascaris nigrovenosa die Theilung des Dotters entsprechend der von mir aufgestellten Regel und die Vertheilung der Tochterkernsegmente von Ei- und Samenkern entsprechend dem van Beneden'schen Gesetz vor sich gehen.

In einer zweiten, gleich darauf veröffentlichten Abhandlung (20) suchte ich, gestützt auf die Erscheinungen der Befruchtung und der Kerntheilung und anknüpfend an die Nägeli'sche Idioplasmatheorie, den Beweis zu führen, dass der Kern der Träger der Eigenschaften ist, welche von den Eltern auf ihre Nachkommen vererbt werden, dass er zumal in seinem Chromatin das von Nägeli geforderte hypothetische Idioplasma enthält. Gleichzeitig und unabhängig von mir wurde diese Theorie auch von Strasburger entwickelt; sie ist bald darauf von Kölliker, Weismann, Roux u. A. angenommen, dabei aber von

Weismann und Roux in abweichender Weise weiter ausgeführt und verwerthet worden. In meiner Abhandlung schloss ich mich auch zum Theil der von Roux 1883 ausgesprochenen Ansicht über die Bedeutung der Kerntheilungsfiguren sowie seiner Darlegung an, dass der Kern aus einer complicirten und mit zahlreicheren Qualitäten ausgestatteten Substanz als das Protoplasma bestehen müsse. Für das Protoplasma des Eies nahm ich auf Grund der von Pflüger angestellten Experimente und in Uebereinstimmung mit seinen Schlussfolgerungen eine Isotropie an. Mit diesem Worte will ich wie Pflüger die Thatsache bezeichnen, dass die einzelnen Organe des Embryo nicht auf besondere, im Ei schon gesetzmässig vertheilte Substanztheile zurückzuführen sind, welche die Anlagen für sie darstellen. Ich verwende das Wort Isotropie also nur im Gegensatz zum Princip der organbildenden Keimbezirke und zur Negation desselben; dagegen will ich nicht etwa darunter verstanden haben, dass dem Ei als Zelle in der Vertheilung von Protoplasma, Dotter, Pigment etc. nicht eine besondere, ihm eigenthümliche Art von Organisation zukäme; habe ich doch gerade diese Art von Organisation zu derselben Zeit, wo ich über Vererbung schrieb, verwerthet, um daraus die Regeln für die Lage des befruchteten Eikerns und für die Richtung und gesetzmässige Aufeinanderfolge der Theilungsebenen herzuleiten. Man muss die hier gegebene Definition wohl im Auge behalten, denn sonst können die Worte Isotropie und isotrop leicht zu dem Missverständniss Veranlassung geben, als ob dem Ei überhaupt eine Organisation abgesprochen werden solle, was, wie gezeigt, von meiner Seite wenigstens in keiner Weise der Fall ist.

Zu den im Jahre 1884 veröffentlichten Ergebnissen bin ich durch Vergleichung und kritische Beurtheilung zahlreicher Betrachtungen gelangt, welche theils von anderen Forschern, theils von mir selbst gemacht worden waren. Ich versuchte die mannigfaltigen, in der ersten Entwicklung des Eies an vielen verschiedenen Objecten beobachteten Erscheinungen auf einige wenige gemeinsame Regeln zurückzuführen.

Roux dagegen hat mehr den Weg des Experimentes eingeschlagen, als er sich zu derselben Zeit mit der Erklärung der ersten Entwicklungsprocesse zu beschäftigen begann, und hat zum ausschliesslichen Gegenstand seiner Untersuchungen das Froschei gewählt. Die Vorstellungen, welche er sich auf diesem Wege von der Bedeutung der ersten Entwicklungsprocesse gebildet hat, sind in ihrer ursprünglichen Fassung von den meinigen so wesentlich verschieden, dass eine Auseinandersetzung nicht ausbleiben konnte. Den Anstoss zu einer solchen gaben hierauf die schon erwähnten Experimente von Driesch (7). Die hauptsächlichsten Differenzpunkte, um welche es sich in der vor vier Jahren begonnenen literarischen Fehde handelt, will ich in vier kritischen Studien besprechen, wobei ich mich an den historischen Gang der Roux'schen Untersuchungen halten werde.

## Erste Studie. Die Mosaiktheorie.

„Entweder experimentirt man in's Geradewohl und fängt hinterher zu betrachten an, oder zum Wohl einer vorgefassten Meinung wird so lange experimentirt, bis die Erfahrung, wie man sich auszudrücken pflegt, mit der Theorie zusammenstimmt." Johannes Müller.

Roux hat sich zuerst die Frage gestellt: Besteht zwischen der Richtung der ersten Furchungsebene und der Richtung der Medianebene des späteren Embryo eine constante Beziehung?

Nach einem hier nicht näher anzugebenden Verfahren zeichnete er an isolirten Eiern, die in Ruhelage beobachtet wurden, die Richtung der ersten Theilung auf ein Stück Papier auf, desgleichen später die Richtung des Urmundes und der Medullarwülste, an welchen die Medianebene des Embryo zuerst deutlich erkannt wird. Er verglich die so ermittelten Richtungen unter einander und fand, dass die beiden Richtungen selten zusammenfielen, meist kleinere oder grössere Winkel von 0 bis 9° mit einander bildeten, dass aber bei länger fortgesetzten Versuchsreihen unter Vermeidung etwaiger Fehlerquellen eine immer grössere Zahl von Eiern das Bestreben zeigte, die Richtungen der ersten Theilungsebene und der späteren Medianebene zusammenfallen zu lassen.

Die durch Ausschluss von Fehlerquellen besser gewordenen Versuchsresultate und die „**Ueberzeugung**, dass doch irgend eine feste Beziehung zwischen den bezüglichen Richtungen bestehen müsse, dass unmöglich die Continuität der Richtungen des normalen, embryonalen Geschehens an einer Stelle unterbrochen sein könne“ (G. A. S. 104), veranlassten Roux, unermüdlich die Fehlerquellen aufzusuchen und zu vermeiden; sie bestimmten ihn dann ferner, die gefundenen kleineren und grösseren Abweichungen nicht auf Abweichungen von dem Gesetz, sondern auf die noch restirenden Fehlerquellen des Versuchs zurückzuführen und somit das Gesetz aufzustellen: „Mit der Ebene der ersten Furchung wird (unter normalen Verhältnissen) beim Froschei zugleich auch die zukünftige Medianebene des Individuums bestimmt, und zwar fallen beide zusammen“ (l. c. S. 109—110).

Somit stand im Urtheil von Roux das Gesetz schon von vornherein fest, ehe noch das Experiment ein entscheidendes Ergebniss ge-

liefert hatte. Da nun, wie bekannt, die zweite Teilebene die erste senkrecht und rechtwinklig schneidet, die dritte Theilebene dann wieder in der dritten Richtung des Raumes erfolgt und horizontal zu liegen kommt, so ergiebt sich aus dem ersten Gesetz als weitere Consequenz, dass am Beginne der Entwicklung gleich alle Hauptrichtungen des Embryo normirt werden, und „dass die normale embryonale Entwicklung in diesen Beziehungen von Anfang an ein festes System von Richtungen ist, welches keine Unterbrechung zeigt, und wo einem späteren Zufall in dieser Beziehung nichts mehr zur Bestimmung überlassen bleibt".

Denn die ziemlich zahlreichen Abweichungen, die in jeder Versuchsreihe vorkamen und mit „dem Gesetz" nicht übereinstimmen wollten, wurden einfach als „Versuchsfehler" ausgesondert, was ein ganz willkürliches und durch nichts gerechtfertigtes Verfahren ist, oder sie wurden in das Gebiet anomaler Entwicklung verwiesen. Die bei Rana esculenta häufig ermittelte Erscheinung, dass die erste Furche mehr mit der Querebene als mit der Medianebene des weiter entwickelten Embryos zusammenfällt, veranlasst Roux, die Hypothese des Anachronismus (G. A. S. 164) zu erfinden; er nimmt an, dass in diesen Fällen der normaler Weise zweiten Furche der Vortritt vor der ersten Furche gelassen worden ist.

An sein vermeintliches Gesetz hat Roux die naheliegende und bedeutungsvolle Frage angeknüpft: Wodurch wirken die Richtungen der ersten Theilebenen auf die Lage der späteren Organe des Embryo von Anfang an ursächlich bestimmend ein? Er hat schon früh im Verlauf seiner Untersuchungen hierauf mit der Hypothese geantwortet (G. A. S. 331):

„Das Wesen der normalen Furchung besteht (abgesehen von der Zerlegung des Eies in kleinere Zellen) darin, dass sie das (durch die Befruchtung activirte) Keimmaterial »qualitativ« scheidet und es zugleich in einer Weise zu einander »ordnet«, welche die Lage der späteren differenzirten Organe des Embryo im Voraus bestimmt. Die qualitative Scheidung und bestimmte Lagerung betrifft »vorzugsweise« das »Kernmaterial« und wird durch die »indirecte« Kerntheilung vermittelt."

Einen hohen Grad von Gewissheit gewann für Roux diese gleichfalls a priori gewonnene Hypothese durch Experimente, welche er im Anschluss an Untersuchungen aus dem Jahre 1885 im Jahre 1887 anstellte und 1888 veröffentlichte. Schon 1885 (G. A. S. 146) hat Roux durch Anstich mit zugeschärfter Nadel am Froschei kleine Verletzungen angebracht, entweder bald nach der Befruchtung oder auf einzelnen Stadien der Furchung, der Keimblase und der Gastrula etc.; er hat so an bestimmten Theilen des Eies Marken gesetzt, welche sich im Weiterverlauf der Entwicklung zuweilen noch erkennen liessen. Er wollte sehen, ob localisirte Defecte eintreten, und ob sich aus ihnen der Schluss würde ziehen lassen, dass „das Keimplasma zur Zeit der ersten Furchungen schon entsprechend den späteren Einzelbildungen different beschaffen und bestimmt localisirt sei" (l. c. S. 154).

Seine ersten Versuche haben an sicheren speciellen Ergebnissen, wie Roux selbst hervorhebt (S. 189), nur erst wenig geboten. Namentlich sind die Embryonen, welche nach Verletzung einer der ersten Furchungszellen erhalten wurden, sehr verschieden ausgefallen, theils normal, theils mit diesen und jenen Defecten versehen.

In der zusammenfassenden Beurtheilung (S. 181) heisst

es: „Man wird vielleicht geneigt sein, aus den Versuchsergebnissen auch schon speciellere Schlüsse, besonders über die eventuelle Verschiedenheit und über die Localisation des Keimmaterials im Ei, sowie über die Selbstdifferenzirung der Eitheile zu ziehen, doch würden diese Folgerungen zur Zeit verfrüht sein und müssten gewärtigen, durch die weiteren Versuche widerlegt zu werden. Ich behalte mir daher die Entscheidung nach diesen Richtungen hin vor, bis ich einerseits die Ursache des häufigen Ausbleiben's jedes Defects am Embryo sicher ermittelt habe, und bis andererseits die Methode der Localisation so verbessert ist, dass die Resultate der Wiederholung desselben Eingriffes constant geworden sind, und es sich danach verlohnt, die künstlichen Missbildungen genau mikroskopisch zu untersuchen und so alle Alterationen der Entwicklung, nicht bloss die äusserlich sichtbaren, festzustellen."

Noch ehe indessen Roux seine zweite Untersuchungsreihe 1888 veröffentlichte, hat der inzwischen verstorbene französische Naturforscher Chabry (4, Zusatz 4) an den sehr kleinen Ascidieneiern ähnliche Experimente ausgeführt, welche in einer 1877 erschienenen Doctorarbeit mitgetheilt sind. Wegen der sehr geringen Grösse des Eies hat Chabry mit äusserst feinen Glasnadeln und besonders construirten Instrumenten, die dazu dienen, die Nadel auch sicher auf einen bestimmten Theil des Eies unter dem Mikroskop hinzuführen, eine der ersten Furchungszellen anzustechen und abzutödten versucht. Im Unterschied zum Froschei hat hier eine Verletzung der kleinen Zellen sofort ihren Tod durch Zerfall und körnige Gerinnung zur Folge. So konnten auf dem Stadium der Zweitheilung entweder die linke oder rechte Eihälfte,

auf dem Stadium der Viertheilung eine oder zwei von den vier Zellen wirklich vollständig aus dem Entwicklungsgang ausgeschaltet werden. Die nicht verletzten Zellen des Ascidieneies entwickelten sich weiter und lieferten je nach den Zellen, die durch Anstich entfernt waren, nach der Beurtheilung von Chabry, Missbildungen; er nannte sie linke oder rechte Halbembryonen, Dreiviertel- oder Viertelembryonen (demi-individus droits, demi-individus gauches. Trois-quarts d'individu antérieur droit s. antérieur gauche. Trois quarts d'individn postérieur gauche s. droit. Deux quarts antérieurs. Deux quarts postérieurs. Quarts d'individu).

Die Namen sind recht unglücklich gewählt und geeignet, ganz falsche Vorstellungen wachzurufen. Denn wie die Beschreibungen und namentlich die Abbildungen von Chabry selbst lehren, und wie es später auch Driesch (7b) durch Untersuchung des gleichen Objects noch besonders festgestellt hat, entstehen bei der Zerstörung von einer der zwei oder von dreien der vier ersten Furchungszellen keine Hälften und keine Viertel von Embryonen, sondern im Ganzen normale Embryonen von halber oder Viertelgrösse, die nur hie und da noch einen geringen Organdefect (Fehlen eines Pigmentflecks) aufweisen.

In seinen 1887 neu aufgenommenen Experimenten hat Roux die zum Anstich benutzte Nadel erwärmt, da früher die Verletzung mit kalter Nadel, auch wenn Dottersubstanz ausgetreten war, häufig keine Störung in der Weiterentwicklung ergeben hatte. Durch die Erwärmung hoffte er die verletzten Zellen ganz abzutödten oder intensiver zu schädigen. Das Ergebniss war jetzt ein besseres und lieferte nach dem Urtheile von Roux nach Zerstörung der linken oder rechten Hälfte des zweigetheilten Eies einen

Hemiembryo dexter oder sinister, nach Zerstörung der zwei hinteren Viertel des viergetheilten Eies einen Hemiembryo anterior (l. c. S. 419).

Aus den so gewonnenen Ergebnissen schliesst Roux, dass jede der vier ersten Furchungskugeln sich unabhängig von den anderen durch Selbstdifferenzirung zu einem bestimmten Stück des Embryo entwickelt, dass sie nicht nur das Bildungsmaterial, sondern auch die gestaltenden und differenzirenden Kräfte zu einem solchen enthält. Er sieht seine schon früher a priori aufgestellte Hypothese hinsichtlich der Bedeutung der ersten Furchungen zur Gewissheit erhoben und erklärt:

1) „Die Furchung scheidet den die directe Entwicklung des Individuums vollziehenden Theil des Keimmateriales, insbesondere des Kernmateriales, „qualitativ“ und bestimmt mit der dabei stattfindenden „Anordnung“ dieser verschiedenen gesonderten Materialien daher zugleich die „Lage“ der späteren differenzirten Organe des Embryo“ (l. c. S. 450).

2) „Es liegt nahe, den Schluss bezüglich der „qualitativen Materialscheidung“ auch auf die folgenden Furchungen auszudehnen“; eine Auffassung, deren Berechtigung indessen Roux erst noch durch weitere Versuche darthun will.

3) „Die Gastrulation vollzieht sich in jeder Antimere selbständig, und das Gleiche ist auch in der caudalen und cephalen Hälfte der Fall. Demnach gilt es auch für die betreffenden Viertel.“ „Die Entwicklung der Froschgastrula und des zunächst daraus hervorgehenden Embryo ist von der zweiten Furchung an eine **Mosaikarbeit**, und zwar aus mindestens »vier« verticalen, sich selbständig entwickelnden Stücken“ (l. c. S. 455). Unter Mosaikarbeit versteht Roux „einen Bildungsvorgang, bei welchem „ein Ganzes

aus mehreren oder vielen sich selbständig differenzirenden Theilen" entsteht, so dass „es ähnlich einer Mosaik aus einzelnen, für sich gebildeten Theilen zusammengesetzt ist" (l. c. S. 821).

Bei seinen Experimenten erhielt Roux noch ein Nebenresultat. Er beobachtete häufig an operirten Eiern, die sich zu einem Hemiembryo entwickelt hatten, dass sich die fehlende Hälfte noch nachträglich aus dem Material der durch Anstich verletzten Furchungskugel anlegte. Er bezeichnete den Vorgang im Unterschied zur Regeneration als Postgeneration (l. c. S. 484).

Auf die mitgetheilten Experimente und Folgerungen von Roux wurde ausführlicher eingegangen, weil sie gewissermaassen das Centrum seiner ganzen Stellung bilden, an welches sich seine übrigen Untersuchungen anlehnen. Daher muss auch die Kritik hier in besonders eingehender Weise einsetzen. Ich werde sie damit beginnen, dass ich den von Roux formulirten Lehrsätzen die von mir gewonnenen abweichenden Ergebnisse in der Form kurzgefasster Thesen gegenüberstelle und dann zu ihrer Begründung übergehe.

Die Richtung und Aufeinanderfolge der drei ersten Theilungsebenen wird durch die Organisation der Eizelle bestimmt, durch ihre Form und durch die besondere Vertheilung und Anordnung der in ihr enthaltenen Zellsubstanzen (Protoplasma, Dottermaterial etc.). 2) Die Richtungen der ersten Theilungsebenen haben keinen directen ursächlichen Bezug auf die Lage der drei Hauptrichtungen des weiter differenzirten embryonalen Körpers; sie bestimmen sie nicht; ebenso

wenig besteht die Aufgabe der ersten Theilungen darin, eine Sonderung in specifische Materialien für bestimmte Stücke des zukünftigen Embryo herbeizuführen und zu dem Zwecke die Kernsubstanz in qualitativ ungleiche Tochterkerne zu zerlegen. 3) Durch den Furchungsprocess wird vielmehr nichts mehr und nichts minder erreicht, als dass die ursprüngliche Eizelle sich Schritt für Schritt in zwei, vier und mehr Tochterzellen vermehrt, die sich von einander eventuell nur durch Grösse, Form, Gehalt an verschiedenen Zellmaterialien (Protoplasma, Dotter, Pigment etc.) und durch ihre Lage unterscheiden.

Wegen der ersten These, welche 1884 von mir aufgestellt, trotz einiger Einwände auch durch andere Forscher von Jahr zu Jahr mehr bestätigt worden ist, verweise ich auf das früher Gesagte und auf meine oben genannte Abhandlung (19). Für die zweite These, welche sich direct gegen Roux wendet, lassen sich folgende Argumente geltend machen.

Das Zusammenfallen einer der ersten Theilungsebenen des Eies mit der Medianebene des Embryo stellt ein mögliches, aber kein ursächlich nothwendiges Verhältniss her. Hier gilt der Satz: Es kann sein, es kann aber auch anders sein, es braucht nicht so zu sein. Als ein ursächlich nothwendiges Verhältniss aber hat Roux das Zusammenfallen von erster Theilungsebene und Medianebene des Embryo angesehen und nachzuweisen versucht. Bezeichnet er es doch als einleuchtend, dass, wenn die ersten beiden Furchungskugeln das Material für die linke und rechte Körperhälfte enthalten, bei der geringsten Unvollkommenheit der „qualitativen Halbirung“ die eine Körper-

hälfte früher oder später entsprechend anders werden muss (Halbseitigkeit mancher Bildungs- und Erhaltungsabweichungen bis zu dieser Ebene, frühzeitiges Ergrauen der Haare einer Seite, Riesenwuchs einer Kopfhälfte etc.) (l. c. S. 450).

Es ist leicht nachzuweisen, dass solche ursächlich nothwendige Beziehung zwischen der Lage der Medianebene mit einer der ersten Furchungsebenen nicht existirt. Wie schon das vergleichende Studium des Furchungsprocesses bei verschiedenen Thieren lehrt, handelt es sich um variabele Erscheinungen. Zum Beispiel verschieben sich während der Furchung die Zellen an einander, wenn auch in geringem Maasse, wodurch aber immerhin die ursprüngliche Lage der Theilebenen allmählich sehr verändert wird. (Brechungsfurche des Zweitheilungsstadiums, Veränderung der Lage der vier oberen animalen Zellen gegen die vier vegetativen.) Noch mehr aber zeigen experimentelle Eingriffe (Plattdrücken der Eier zu einer Scheibe zwischen horizontal oder vertical gestellten Objectträgern, Umformung durch Einführen in eine enge Röhre oder momentaner, kurz vor einer Theilung ausgeübter Druck, durch welchen die Kernspindel aus ihrer Stellung gebracht wird), dass Richtung der Theilflächen, Lage derselben zu einander, Grösse der Theilstücke sich im weitesten Umfang ändern lassen. Durch derartige Experimente kann man unschwer vollkommen gut entwickelte Embryonen erhalten, deren Medianebene nachweisbar überhaupt mit keiner der drei oder vier ersten Theilebenen des Eies zusammenfällt, aus dem sie entstanden sind.

Durch experimentelle Abänderung des Furchungsprocesses kann man sogar, wie Driesch (7) zuerst für das Seeigelei, ich selbst darauf für das Froschei nach-

gewiesen habe (25), die durch die ersten fünf Theilungen gebildeten 32 Kerne im Eiraum gleich Kugeln verlagern, die man durch einander würfelt, wie sich Driesch in bezeichnender Weise ausgedrückt hat (Zusatz 5).

Bei Gültigkeit des Roux'schen Gesetzes müssten die zahlreichen, künstlich zu erzeugenden Varianten des Furchungsprocesses, welche im höchsten Grade einander unähnlich sind, lauter abnorme Embryonen liefern mit ungleicher Grösse einzelner Körpertheile und Verlagerung der einzelnen Organe. Im Falle, dass durch die erste Theilung das Ei in eine kleine und eine viel grössere Zelle gesondert ist, wäre ein Embryo zu erwarten mit einer übermässig grossen und einer kleinen Körperhälfte. Bei durch einander gewürfeltem Kernmaterial müssten Monstra entstehen mit Organen, die, gleichfalls durch einander gewürfelt, keinen Bezug mehr auf einander haben. In Wirklichkeit entwickeln sich indessen aus allen Eiern, mögen sie sich gefurcht haben, wie sie wollen, stets wohlgebildete Embryonen; zwar sind sie auf frühen Stadien, wie die zum Experiment verwandten, noch ungetheilten Eier, dorsoventral oder von links nach rechts plattgedrückt oder tonnenförmig gestaltet, wenn die Eier in eine Röhre gebracht worden waren; aber hiervon abgesehen sind sie sowohl in Bezug auf die Zusammensetzung ihrer Organe als auch in Bezug auf die Lage derselben zu einander und zu der Symmetrieebene, die keiner der ersten Furchungsebenen entspricht, durchaus normal ausgefallen.

Nachdem Pflüger gleichzeitig mit Roux das häufige Zusammenfallen der ersten Theilebene mit der Medianebene des Embryo bei Rana esculenta beobachtet, dann aber auch die Abweichungen von dieser Regel bei Eiern in Zwangslage gefunden hatte, zog er daraus auch sofort den richtigen Schluss: „Die Furchung soll das Bildungsmaterial

in kleine Bausteine verwandeln, und es ist ziemlich gleichgültig, in welcher Reihenfolge die vorschreitende Zerkleinerung sich vollzieht" (42, S. 35).

Roux hat Gelegenheit gehabt, abnorme Furchungserscheinungen, überhaupt Ausnahmen von seinem angeblichen Naturgesetz auch häufig zu beobachten, wie er denn gleichzeitig mit Pflüger zuerst durch experimentellen Eingriff den Furchungsverlauf abgeändert hat; er liess sich aber hierdurch ebenso wenig wie durch den unsicheren Ausfall seiner Experimente in seiner einmal gefassten Meinung irre machen; in den Gedanken, dass es sich bei dem Zusammenfallen der ersten Theilungsebene und der Medianebene um eines jener Naturgesetze handeln müsse, deren experimentelle Begründung er sich zur Lebensaufgabe machen wollte, hat er sich von Anfang an so hineingelebt, dass er Ausnahmen entweder auf Fehler des Experiments zurückführte oder durch Hilfshypothesen zu erklären suchte. Auf letztere kommen wir später zurück.

Als ich in meiner Abhandlung über den Werth der ersten Furchungszellen etc. im Jahre 1893 der Roux'schen Lehre ein umfangreiches, zumeist gleichfalls auf experimentellem Wege gewonnenes Beobachtungsmaterial gegenüberstellte, erfolgte auch von seiner Seite sofort die Entgegnung, dass meine abweichenden Ergebnisse auf Versuchs- und Beobachtungsfehler zum grossen Theil zurückzuführen seien. „Ich zweifle nicht," heisst es, „dass O. Hertwig, wenn er gleich mir die bezüglichen Versuche drei Frühjahre nach einander bei nicht zu starker Pressung (und sorgfältiger Beobachtung) wiederholt haben wird, auch zu denselben Resultaten gekommen sein wird." (G. A. S. 925.) Bei seinen Deformationsversuchen giebt er an, zuletzt 80 % Uebereinstimmungen mit seinem Gesetz erhalten zu haben,

und fügt zur Erklärung der 20% betragenden Abweichungen hinzu, dass „bei diesen Versuchen überhaupt mehrere nicht ganz zu beseitigende und durch eingehende Erwägung und Abrechnung aller störenden Componenten nur theilweise zu reducirende Fehlerquellen vorhanden sind".

Mit gleicher, durch nichts zu beirrender Consequenz hat Roux an seinem Standpunkt festgehalten, als Born (3), der gleichzeitig und unabhängig von mir ähnliche Compressionsversuche an Froscheiern vorgenommen und veröffentlicht hatte, auch seinerseits erklärte, dass bei Eiern, die zwischen schräg oder senkrecht aufgestellten Platten comprimirt wurden, sich absolut keine Beziehung zwischen der Lage des Urmundanfangs und der ersten Furche auffinden liess. „Die Richtigkeit dieses „absolut keine Beziehung", bemerkt hier wieder Roux (l. c. S. 961), „könnte nur durch Messung der Winkel zwischen der ersten Furche und der Medianebene festgestellt werden und wäre bloss dann erwiesen, wenn diese Winkel sich auf alle Decaden von 0°—90° gleich vertheilten; Born erwähnt aber solcher Winkelmessungen nicht. Es scheint mir daher doch noch nicht ganz erwiesen, ob nicht auch in diesen abnormen Verhältnissen noch ein, wenn auch vielleicht geringes Vorherrschen der Winkel um 0° und um 90° vorkommt ... Ein solches Vorherrschen könnte aber theoretisch von sehr erheblicher Bedeutung werden, denn gerade von diesen feinen Unterschieden hängt jetzt die ganze Deutung der ersten Entwicklungsvorgänge ab."

So wird denn „zum Wohl einer vorgefassten Meinung" — wie Johannes Müller in dem zum Motto gewählten Satz treffend sagt — „so lange experimentirt, bis die Erfahrung mit der Theorie zusammenstimmt".

Wir wenden uns zur Kritik der Mosaiktheorie von Roux, welche mit der theoretisch weiter ausgebauten und in ihren Consequenzen weiter durchgeführten Keimplasmatheorie von Weismann (57) manches Gemeinsame aufweist. Roux und Weismann nehmen, wie auch ich, die Hypothese an, dass der Kern der Träger der Erbmasse (Idioplasma, Keimplasma) sei; beide weichen aber in einem wesentlichen Punkte von meiner Auffassung ab: sie lassen bei der Vermehrung der Zelle die mit zahlreichen Qualitäten ausgestattete Kernsubstanz qualitativ ungleich getheilt werden, derart, dass die einzelnen Zellen des Embryo mit Kernen von verschiedener Qualität ausgerüstet und dadurch für besondere Leistungen beim Aufbau des Embryo vorausbestimmt werden. Gegen eine derartige Auffassung des Kerntheilungsprocesses hatte ich mich schon 1890 in meiner Schrift „Vergleich der Ei- und Samenbildung der Nematoden" in dem Abschnitt „Die Keimplasmatheorie von Weismann" (S. 86—100) sehr bestimmt ausgesprochen und auf Grund der Erscheinungen der Zeugung und Regeneration im Thier- und Pflanzenreich die Ansicht zu begründen versucht, „dass der Kern sich qualitativ gleich theilt, und jede Zelle daher in ihrem Kern die gleiche Erbmasse erhält, dass durch den Besitz dieser Erbmasse jede Zelle in sich die Möglichkeit trägt, unter geeigneten Bedingungen aus sich das Ganze zu reproduciren".

Eine entscheidende Wendung in der Streitfrage führte darauf Driesch (7), selbst ursprünglich ein Anhänger der Roux'schen Lehre, durch sinnreich und vorurtheilslos durchgeführte Experimente herbei und betrat dadurch einen neuen Weg der Forschung. Er trennte an Seeigeleiern, die sich in 2 oder 4 oder 8 Stücke getheilt hatten, durch

Schütteln die einzelnen Stücke von einander und stellte die seitdem vielfach bestätigte Thatsache fest: „Eine isolirte Furchungszelle entwickelt sich, wenn sie überhaupt lebt, stets zu einem Gebilde, das sich nur durch seine Grösse vom normalen untercheidet.“ Es entsteht aus einer der beiden ersten Theilhälften des Eies nach ihrer Isolirung keine Halbbildung im Sinne Roux's, sondern wieder „ein ganzes Individuum halber Grösse, eine Theilbildung“.

Zu gleichen Ergebnissen führten zahlreiche Experimente an anderen Objecten. Ich erinnere an die Untersuchungen von Wilson (60) am Amphioxus, von Zoja (63) an Medusen, von Morgan an Teleostiern, von Driesch ($7^b$) an Ascidien, dem Untersuchungsobject von Chabry.

Selbst an Roux's eigenstem Untersuchungsobject, dem Ei des Frosches, liess sich zeigen, dass seine Mosaiktheorie, seine Lehre von den Hemiembryones laterales, anteriores und posteriores und seine Lehre von der Postgeneration auf ebenso einseitiger Beurtheilung der Experimente und unvollkommener Beobachtung beruhen, als seine Lehre von der Bedeutung der Furchungsebenen. Seine Anstichversuche beim Frosch prüfte ich nach (25). Wenn eine mehr oder minder vollständige Zerstörung von einer der beiden ersten Theilhälften des Eies durch eine erwärmte Nadel oder durch den galvanischen Strom gelungen und dadurch die Dottermasse theilweise geronnen und für weitere Entwicklung unbrauchbar geworden war, erhielt ich in der Regel aus der andern überlebenden Hälfte des Eies im Ganzen wohlgebildete Embryonen, welche aus zwei Antimeren aufgebaut, mit einem ganzen Kopf und Rumpf versehen waren und nur an ihrem hinteren Ende und besonders auch an der ventralen Fläche Defecte aufwiesen.

Die Defecte aber waren dadurch entstanden, dass das entwicklungsfähige Zellmaterial sich in Folge der eng anliegenden Dotterhaut nicht frühzeitig von der abgetödteten Dottermasse hatte abgrenzen können, wesshalb Gesundes und Todtes unmittelbar in einander übergingen.

Ich habe, indem ich operirte Eier von Tag zu Tag einlegte und eine grössere Zahl in Schnittserien in querer und sagittaler Richtung zerlegte, die durch die Operation herbeigeführten Veränderungen auf dem Stadium der Keimblase und der Gastrula, sowie an Embryonen, die schon den Kopf, Nervenrohr, Chorda und Ursegmente enthielten, genau untersuchen können.

Wer sich die Mühe giebt, meine Beschreibung und Beurtheilung der Befunde genau durchzulesen, wird sehen, dass sich die Entwicklung der Eier in anderer Weise vollzieht, als es Roux dargestellt hat.

Die absonderlichen, ganz ohne Analogie dastehenden Vorgänge, welche Roux für die Postgeneration annimmt, aber nur erschlossen, nicht beobachtet hat, musste ich gleichfalls in Abrede stellen. Ich kann noch jetzt Wort für Wort die Kritik von Weismann unterschreiben: „Dass in jenen Fällen, in welchen die andere Hälfte des Embryo sich nachträglich ergänzte, diese Ergänzung auf dem Wege einer Art von Zelleninfection stattgefunden habe, derart, dass das blosse Anstossen z. B. an Ektodermzellen die noch undifferenzirten Zellen der operirten Eihälfte bestimmte, sich ebenfalls zu Ektodermzellen auszugestalten, das Anstossen an Mesoblastzellen aber sie zu Mesoblastzellen bestimmte, — einer solchen, alle unsere bisherigen Anschauungen über den Haufen werfenden Annahme könnte ich nur zustimmen, wenn unwiderlegliche Thatsachen sie bewiesen" (57, S. 192).

Wie stellt sich nun Roux zu meinen abweichenden Ergebnissen? Er hilft sich in seiner sofort erschienenen Erwiderung (G. A. S. 940) in der einfachsten und bequemsten Weise; er veröffentlicht eine lange, in's kleinste Detail eingehende Beschreibung seiner Methoden zur Hervorbringung halber Embryonen und behandelt meine Untersuchung als einen vergeblichen Versuch, seine Experimente mit Erfolg nachzumachen. Meinen angeblichen Misserfolg führt er dabei unter Anderem darauf zurück, dass ich gewöhnlich nicht nur die operirte, sondern auch die zweite Zelle mit angestochen und „angesengt" habe. Wie kommt Roux zu dieser so offenbar aus der Luft gegriffenen wohlfeilen Behauptung und zu dem nicht minder wohlfeilen Zusatz, dass das Anstechen und Ansengen der zweiten Zelle zwar ihre Entwicklung, wenn der Kern unversehrt blieb, nicht ausschliesse, jedoch die Bildung eines normal gestalteten Hemiembryo unmöglich mache? Hat etwa gar der vielgeschäftige Experimentator auch darüber Experimente angestellt, was für besondere Folgen das „Ansengen der zweiten Zelle" nach sich zieht, was man aus seinem Zusatz schliessen sollte? Und woher will er überhaupt wissen, ob der Kern unversehrt geblieben ist oder nicht, während doch Jeder weiss, dass beim undurchsichtigen und grossen Froschei die Einwirkung der Operation auf den Zellkern sich in keinem Fall berechnen und feststellen lässt. Solche nichtigen Ausreden sollte man doch einem urtheilsfähigen Leserkreis nicht bieten.

Einen anderen Grund des Misserfolges meiner Untersuchungen will Roux in dem Umstande finden, dass ich in der kritischen Zeit, in welcher sich das Wunder der Postgeneration vollzieht, nicht continuirlich oder wenigstens alle Stunden einmal, Tag und Nacht, die operirten

Eier beobachtet und deswegen das Stadium der reinen Halbbildung verpasst habe (Zusatz 6). Auch diese Einrede verstehe ich nicht, da ich mir doch einen Einblick in die Beschaffenheit der wichtigen Entwicklungsstadien, auf die es ankommt, einen Einblick in die Beschaffenheit der Blastula, der Gastrula, der ersten Anlage der Rückenwülste, des geschlossenen Medullarrohrs an dem in gleicher Weise operirten Eimaterial verschafft habe. Bei den operirten Eiern, die ich auf dem Stadium der Gastrula abgetödtet und untersucht habe, ist es nach den bereits feststehenden Verhältnissen der Organisation einfach unmöglich, dass sich auf dieser Grundlage ein Embryo mit nur halber Medullarplatte entwickeln könnte.

Wer die auf 15 Seiten von Roux nachträglich im Jahre 1894 veröffentlichten, peinlich genauen Vorschriften zur Hervorbringung halber Froschembryonen (G. A. S. 943) liest und damit seine Angaben über die Versuchsmethoden aus dem Jahre 1888 vergleicht, mit welchen das Material für seine hier allein in Betracht kommende und von mir nachgeprüfte Abhandlung gewonnen wurde, der wird sich gewiss mit mir eines Lächelns nicht erwehren können. Denn mit den wohlgemeinten Rathschlägen für Andere hat Roux selbst seine Hemiembryonen nicht erhalten.

Bei seinen ersten Versuchen im Jahre 1888 (G. A. S. 428) wurden zwar die Eier vom grünen Frosch in Glasschalen einzeln aufgesetzt, in ihrer Stellung controlirt, gezeichnet, operirt, verglichen und noch einmal gezeichnet, Anstichstelle und ausgetretener Dotter in das Bild eingetragen, leider entwickelten sich aber die meisten Eier in diesen ersten Versuchen entweder gar nicht oder trotz grosser Substanzverluste durch ausgetretenen Dotter

normal. Da nun Roux überhaupt erst „nach Abschluss zeitraubender anderer Versuche" den noch verbliebenen Rest der Laichperiode für die fraglichen Experimente verwandte, so that Eile noth, denn schon entwickelten sich einzelne nicht operirte Controleier zu Missbildungen (Asyntaxia medullaris). Daher operirte jetzt Roux „gleich grosse Massen nicht isolirter, sondern in der Schale beisammen liegender Eier nach Bildung der ersten Furche" (l. c. S. 429). Nach einigen Stunden oder am nächsten Tage las er die Eier heraus, bei welchen sich die operirte Furchungskugel nicht gefurcht hatte.

Wer selbst die Eier verschiedener Amphibien auf ihre Entwicklung untersucht hat, weiss recht gut, dass die Eier von Rana fusca, welche ich zu dem Experiment verwandt habe, für Schnittpräparate viel geeigneter sind als von Rana esculenta; sie geben ungleich deutlichere Bilder. Denn in Folge ihres Pigmentgehaltes grenzen sich bei Rana fusca die Zellen scharf von einander ab und ebenso die verschiedenen Keimblätter und die sich aus ihnen entwickelnden Organe. Roux hat zu seinen Experimenten Rana esculenta benutzt. In welcher Verfassung sich ausserdem die von ihm zu Schnitten verwandten Eier befunden haben werden, kann man einigermaassen aus seinen eigenen Angaben errathen.

Die in Alkohol gehärteten, in Boraxcarmin gefärbten, dann entwässerten Eier wurden einige Minuten in Toluol übertragen, nach Belieben mehrere Stunden oder Tage in dickes, verharztes Terpentinöl gebracht und dann, nach Entfernung des anhaftenden Terpentins von der Oberfläche mittels eines in Toluol getränkten Pinsels, Monate lang trocken aufbewahrt (S. 431). Auf der Naturforscherversammlung in Wiesbaden wurden sie so demonstrirt. Da die

meisten Eier steinhart und für das Schneiden zu spröde geworden waren, wurden sie später 2—3 Tage in einer 30 procentigen Lösung von kohlensaurem Kali „eingeweicht", wieder entwässert, mit Terpentin durchtränkt und in Paraffin eingebettet. Mehrere waren „dabei aussen so stark erweicht worden, dass sich von ihnen nur noch Reste verwerthen liessen", welche indessen „glücklicher Weise noch die wichtigsten Stellen darboten". Nach diesen Angaben scheint mir jedes weitere Wort über den Werth des von mir und von Roux benutzten Beobachtungsmaterials überflüssig.

In dem 1894 veröffentlichten Aufsatz von Roux über die Methoden sind mir noch drei Bemerkungen von besonderem Interesse, da sie Manches erklären.

Von den in Masse operirten Eiern, bei denen eine der zwei ersten Furchungszellen angestochen wurde, erhielt Roux sowohl Hemiembryones laterales als H. anteriores — in welchem Procentverhältnisse, wird leider nicht gesagt. Dass an Stelle der erwarteten Hemiembryones laterales auch H. anteriores sich bildeten, erklärt Roux wieder aus der Zwangslage der Eier bei der Operation und mit der willkürlichen Lehre vom Anachronismus der Furchen, welche er stets als Retter aus der Noth zur Verfügung hat. Nun besitzen aber leider, wie ich in meiner Arbeit nachgewiesen habe, die sogenannten Hemiembryones anteriores an ihrem hinteren Ende die für dieses charakteristische Organisation, den Urmundrand und die Wachsthumszone, an welcher sich ein Ursegment nach dem andern neu sondert; sie sind daher ganze, nur in der Gegend, wo der zerstörte Dotter liegt, mit Defecten versehene Embryonen. Davon wusste freilich Roux zur Zeit seiner ersten Publication nichts in Folge seiner ungenauen Untersuchung mangelhafter und

für Erkennung dieser Details vielleicht überhaupt unbrauchbarer Präparate. Solche Embryonen habe ich nun aber am häufigsten in meinen Untersuchungen erhalten. Nach Roux ist dies nur so zu erklären, dass bei meinen Experimenten merkwürdiger Weise fast immer ein Anachronismus der zwei ersten Furchen stattgefunden haben muss. Anstatt der ersten Furche, welche links und rechts von einander sondert, muss sich die zweite als erste angelegt und so Kopf- und Schwanzmaterial gesondert haben. Indessen reicht auch diese Erklärung, wenn wir einmal mit Roux den Anachronismus als Retter aus der Noth anrufen wollen, noch nicht vollständig aus. Ein noch merkwürdigerer Zufall muss es ferner gefügt haben, dass meine Nadel nie eine Zelle mit dem Kopfmaterial getroffen hat. Da nun auch Roux bei seinen zahlreichen Operationen niemals einen Hemiembryo posterior erhalten und beschrieben hat, so scheint das Anstechen der das Kopfmaterial einschliessenden Zelle mit nicht geringeren Schwierigkeiten verbunden zu sein, als in einer Lotterie das grosse Loos zu ziehen.

Erwähnenswerth ist wohl auch eine zweite Bemerkung, betreffend die „Hervorbringung im Voraus bestimmter Hemiembryonen“ (l. c. S. 954). Hat man sich nämlich nach den Angaben von Roux auch genau darüber orientirt, was am zwei- oder viergetheilten Ei vorn und hinten, links und rechts werden soll, hat man darauf nach dieser Bestimmung eine Zelle oder auf dem Stadium der Viertheilung zwei Zellen zerstört und gleich nach jeder Operation die Eier in etiquettirte Schälchen gesondert, je nachdem sie linke oder rechte oder vordere oder hintere(?) Hemiembryonen liefern sollen, so bereitet uns Roux trotzdem darauf vor, dass leicht Irrthümer vorkommen. Denn — die eigene Erfahrung hat es ihn wohl genugsam

gelehrt — „der Erfolg der Operation ist nicht selten ein anderer, als man beabsichtigte; einmal, weil eine Zelle, die getödtet werden sollte, nicht oder nicht ganz abstarb, oder indem eine Zelle, die unversehrt bleiben sollte, angesengt oder durch Druck zum Theil entleert wurde und sich gar nicht oder nur theilweise entwickelte" (S. 955).

Roux empfiehlt daher am meisten, die Eier einzeln zu isoliren und so zu controliren, dass man von Zeit zu Zeit immer wieder neue Zeichnungen von ihnen anfertigt; dabei sei besonders darauf zu achten, „ob wirklich die Zerstörung unserer Absicht entsprochen hat; denn nur bei denjenigen Eiern, bei welchen dies der Fall war, könne sich unsere Prognose nach der Medullarwulstbildung bestätigen" (l. c. S. 957). Das will nach meiner Meinung nichts Anderes besagen, als: Nur bei solchen Eiern bestätigt sich die Prognose, welche sich der Prognose gemäss entwickelt haben; sie sind gut, die anderen sind schlecht operirt. Man vergleiche auch hier das dem Abschnitt vorgesetzte Motto: „Zum Wohl einer vorgefassten Meinung wird so lange experimentirt, bis die Erfahrung mit der Theorie zusammenstimmt."

Eine dritte Bemerkung von Roux theilt endlich noch mit, dass man gegen Ende der Laichperiode viel leichter reine Hemiembryonen erhalte, als sonst. Die Bemerkung ist mir von Interesse, weil sie ganz offenbar zu Gunsten der Erklärung spricht, welche ich für die bei meinen Versuchen, allerdings nur in geringer Anzahl, erhaltenen Hemiembryones laterales gegeben habe. Ich leitete sie von Eiern ab, die so geschädigt sind, dass sie sich nach Art von Eiern entwickeln, welche Spina bifida liefern. Betreffs

der genaueren Erklärung verweise ich auf meine frühere Abhandlung (S. 768—69). Das Untersuchungsmaterial für die Abhandlung von Roux ist nun seiner Angabe nach erst am Ende der Laichperiode gewonnen worden und besass ganz ausgesprochene Neigung zu Spina bifida, da unter den wenigen nicht operirten Controleiern sich schon derartige Monstrositäten vereinzelt zeigten. Ueberhaupt rufen alle schädigenden Momente (thermische, chemische, mechanische Einflüsse), namentlich wenn sie die vegetative Hälfte der Froscheies treffen, leicht eine Entwicklung mit Spina bifida hervor.

Das erste charakteristische Merkmal für diese Art der Entwicklung besteht darin, dass auf dem Stadium der Gastrulation sich an der Grenze des Dotterfeldes und in seinem ganzen Umfang ein ausserordentlich weiter Urmundring bildet, der keine Neigung hat, sich von vorn nach hinten durch Verwachsung seiner Ränder zu schliessen. Nun stelle man sich vor, dass an solchen Eiern in Folge irgend einer localisirten Schädlichkeit (Anstich, Austritt von Dottermaterial etc.) ein zum Kreis geschlossener Urmundring in der Peripherie des Dotterfeldes nicht hat entstehen können, so muss ein Hemiembryo lateralis zu Stande kommen, wenn der angelegte Theil des Urmundrings sich in Chorda und halbe Medullarplatte weiter zu differenziren beginnt.

Auch die Fälle, welche Roux als Postgeneration beschrieben hat, erklären sich auf diesem Wege in einfacher Weise. Wenn bei Eiern mit Neigung zu Spina bifida ein Theil des Dottermaterials durch den Eingriff zwar geschädigt, aber nicht entwicklungsunfähig gemacht worden ist, so werden sich auf der einen Seite die Zellen schneller, auf der anderen Seite viel langsamer theilen. Auf dem

Stadium der Gastrulation wird der eine Theil des Urmundrings rechtzeitig, der andere mehr oder minder verspätet gebildet werden; dort werden sich die halbe Medullarplatte und die Chorda schon differenzirt haben, während hier noch der Urmundrand in undifferenzirtem Zustand besteht. Ist das nicht ein Vorgang, der uns Befunde liefert, welche den von Roux als Postgeneration beschriebenen sehr ähnlich sind? Wir erhalten Embryonen, welche auf der gesunden Seite schon Chorda und eine halbe Medullarplatte besitzen, während sie auf der geschädigten Seite noch undifferenzirt erscheinen und erst nach vielen Stunden oder am nächsten Tage das Stadium der anderen Seite erreichen. Ist unsere Erklärung richtig, dann haben wir zwar gestörte Vorgänge vor uns, aber nicht Vorgänge, die aus dem Rahmen des gewöhnlichen Geschehens ganz heraustreten, wie die von Roux als Postgeneration beschriebenen Processe.

Aus diesen Gründen muss ich in der Deutung der Halb- und Viertelembryonen und in der ebenso strittigen Frage der Postgeneration Punkt für Punkt an meinen früheren Erklärungen festhalten.

Gegen Roux haben inzwischen auch die von Oscar Schultze (53), von Wetzel (58) und von Herlitzka (17) neu gewonnenen Erfahrungen gesprochen.

Oscar Schultze hat Froscheier zwischen horizontalen Objectträgern gepresst und unmittelbar nach der Zweitheilung umgekehrt. In jeder Theilhälfte macht sich hierauf das Bestreben geltend, die animale pigmentirte Hälfte durch Umkehrung wieder mehr nach oben zu bringen; in Folge dessen wird allmählich der normale Zusammenhang in der gegenseitigen Lage der beiden Furchungshalbkugeln gelockert und aufgehoben. Dies wird dann wieder die Ur-

sache, dass jede der aus dem natürlichen Zusammenhang gebrachten Hälften sich mehr selbständig für sich und zu einem vollständigen Embryo entwickelt. Aus dem einfachen Ei entstehen zwei, zum Theil unter einander verbundene Zwillinge.

In meinem Laboratorium hat G. Wetzel die Entdeckung von Oscar Schultze bestätigt und ist in Einzelheiten des Vorgangs noch tiefer eingedrungen. So hat sich wider Erwarten in kurzer Zeit erfüllt, was ich 1892 in dem Satze aussprach: „Wenn man die beiden ersten Furchungszellen des Froscheies in der Theilungsebene durch einen Isolator trennen könnte, so würde sich eine jede zu einem vollständigen Embryo entwickeln" (22, S. 480).

Von Herlitzka ist seitdem die Richtigkeit des Satzes auch noch am Tritonei durch ein zweites Verfahren bestätigt worden. Seinem Geschick und seiner Ausdauer gelang, was ich selbst zu erreichen mich vor ihm schon vergeblich bemüht hatte. Mit einem feinen Coconfaden konnte er mit Hilfe eines zu dem Zwecke von ihm erfundenen Instrumentes das zweigetheilte Tritonei in der Theilungsebene durchschnüren und in einer Reihe von Fällen die beiden ersten Furchungskugeln vollständig von einander isoliren. Eine jede entwickelte sich zu einem ganzen Embryo von halber Grösse.

Solche Ergebnisse bedürfen keines weiteren Commentars. Sie widerlegen durch sich selbst die Mosaiktheorie.

## Zweite Studie. Die Copulationsbahn.

Ausspruch von W. Roux: „Die causalen Forscher würden einen Umweg einschlagen und sich selber ein Armuthszeugniss ausstellen, wenn sie ihr Werk damit anfangen wollten, die mannigfachen nicht bewiesenen Aussprüche descriptiver Forscher auf ihre Richtigkeit zu prüfen."

Das Gesetz der Richtungsbestimmungen im Froschei, dem unsere Kritik seither gegolten, hat von Roux noch einen Zusatzparagraphen erhalten. Denn es weist noch eine Lücke auf. Wodurch wird die Richtung der ersten Furchungsebene, welche die Lage der späteren Medianebene des Embryos bestimmt, bei ihrer Ausbildung selbst bestimmt? Lässt sich das ganze System der Richtungen auch noch auf eine erste richtungsbestimmende Ursache zurückführen?

Schon in seiner ersten Arbeit aus dem Jahre 1883 wirft Roux, von einer Beobachtung Auerbach's an Ascaris nigrovenosa ausgehend, die Frage auf, ob die Befruchtung irgendwie richtungsbestimmend wirken könne; er fügt aber gleich die Bemerkung hinzu, „es müsse vor einer Ueberschätzung des vermuthlichen Einflusses des Befruchtungsvorganges auf die Richtungsbestimmung die Erwägung schützen, dass es Thiere giebt, bei denen sowohl befruchtete als unbefruchtete Eier vollkommen entwicklungsfähig sind" (G. A. S. 121).

Trotz seines gewiss ganz richtigen Argumentes geht Roux gleichwohl im nächsten Jahre an die experimentelle Prüfung seiner Vermuthung. Er versucht isolirte und in Ruhelage gebrachte Froscheier von einer bestimmten Stelle aus zu befruchten. Die ersten Versuche fallen wieder nicht zu Gunsten aus. Dagegen liefern im nächsten Jahre erneuerte Untersuchungen ein positiv günstiges Ergebniss.

Bei künstlich localisirter Befruchtung (Fig. II A) ging die erste Furche und mit ihr die Medianebene des Embryo bei senkrecht stehender Eiaxe in 50 oder 66 Fällen durch die vom Experimentator gewählte Eintrittsstelle des Samens in das Ei, und „die Seite dieser Eintrittsstelle wurde in 10 von 11 Fällen zu immer derselben, nämlich ventralen (richtiger caudalen) Seite des Embryo" (G. A. S. 352).

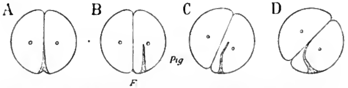



Fig. II. Vier Schemata von **Roux** zur Veranschaulichung des verschiedenen Verhaltens der Pigmentstrasse zur Lage der ersten Theilebene im Froschei. *Pig* Pigmentstrasse. *F* Erste Theilebene.

Weitere Versuche im Jahre 1886, welche nun gar bloss 10—15 % betragende Abweichungen ergaben, führten zur Aufstellung der beiden Naturgesetze (l. c. S. 357): 1) „Bei Eiern von Rana fusca und esculenta, welche keinem äusseren Zwang unterworfen sind, wird die Richtung der ersten Furche und der Medianebene des Embryo durch die beliebig gewählte Lage der Sameneintrittsstelle bestimmt." 2) „Die Seite der Eintrittsstelle des Samenkörpers in das Ei, die Befruchtungsseite des Eies, wird (bei normaler Stellung der Eiaxe) zur ventricaudalen Seite des Embryo."

Die von **Roux** aufgeworfene Frage kann am Froschei auch noch auf dem Wege reiner Beobachtung aufgeklärt werden; man braucht nur Schnittserien durch gewöhnlich befruchtete und am Ende der Zweitheilung stehende Eier

anzufertigen. Der in das Ei eindringende und mit dem Eikern sich verbindende Samenkörper durchläuft nämlich im Dotter einen Weg, der längere Zeit an einer schwärzlichen, zuerst von Bambeke entdeckten Pigmentirung kenntlich bleibt. Das Pigment rührt von der bräunlichschwarzen Eirinde her, von welcher der Samenkern eine Partie an sich zieht und auf seiner Wanderung im Ei mit sich nimmt (Fig. II *A—D*, Fig. III *A* und *B p*).

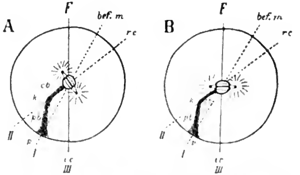



Fig. III. Zwei Schemata über das Verhalten der Pigmentstrasse im Froschei, wenn sie mit der Theilebene nicht zusammenfällt, über die Unterscheidung des Befruchtungsmeridianes (*bef. m*), die reelle Copulationsbahn (*rc*) und die ideelle oder immanente Copulationsbahn (*ic*). *F* Theilebene. *pb* Penetrationsbahn. *k* Knie. *cb* Copulationsbahn. *I.* Theilung in der Richtung des Befruchtungsmeridians, *II.* Theilung in der Richtung der reellen, *III.* Theilung in der Richtung der ideellen oder immanenten Copulationsbahn.

Aus seinem nachträglich vorgenommenen Studium der Schnittpräparate lernte Roux noch Einiges mehr als aus seinen Experimenten. Er fand, dass der Samenkörper keinen geraden Weg im Dotter nimmt. Die Pigmentstrasse stellt eine mehr oder minder gebogene, gewöhnlich am Ende hakenförmig gekrümmte Linie dar (Fig. II *C* und *D*, Fig. III *A* und *B p*). Eine

krumme oder gar hakenförmige Linie ist aber zur Bestimmung einer Richtung nicht gerade sehr geeignet. Roux sieht sich daher jetzt zu einer genaueren Analyse des Vorgangs veranlasst. Er unterscheidet ausser der Befruchtungsstelle selbst an der Bahn noch zwei Strecken, die Penetrationsbahn (*pb*) und die Copulationsbahn (*cb*). Unter ersterer versteht er die grössere Wegstrecke, welche von der Durchbrechungsstelle der Eirinde bis nahe zum Eikern führt, unter letzterer das Endstück, innerhalb dessen Ei- und Samenkern bis zu völliger Berührung und gegenseitiger Abplattung zusammengeführt werden.

Noch eine zweite Lehre gab das Studium der Schnittpräparate. Es zeigte sich noch, dass die erste Theilebene mit der Sameneintrittsstelle und mit der Penetrationsbahn in manchen Fällen einen bald grösseren, bald kleineren Winkel bildete und nur mit dem letzten Theil der Bahn zusammenfiel (Fig. II *C* und *D*, l. c. S. 366). Hierdurch wurde Roux genöthigt, seinem früher auf Grund von Experimenten aufgestellten Gesetz eine etwas andere Fassung zu geben. Er hält sich jetzt für berechtigt — wir wollen seine eigenen Worte gebrauchen —, „die ersteren Theile (Sameneintrittsstelle und Penetrationsbahn), wenn sie überhaupt einen bezüglichen Einfluss ausüben, so doch als minderwerthig gegenüber dem letzteren Moment (Copulationsbahn) aufzufassen und zu sagen:“

„Unter normalen Verhältnissen wird die specielle Richtung der ersten Theilungsebene des Froscheies durch die Richtung der Copulationslinie der beiden Vorkerne bestimmt“ (l. c. S. 383).

Mit diesem Satz, welcher das durch Experi-

mente zuvor ermittelte und formulirte Gesetz wieder aufhebt, stehen wir vor einer vollständig veränderten, durch den Haken der Pigmentstrasse herbeigeführten Sachlage.

Ich habe die Experimente von Roux nicht nachgeprüft. Dazu dürfte sich überhaupt nicht so leicht Jemand veranlasst fühlen, wenn er sich der Bemerkung von Roux erinnert, dass man insbesondere seine Versuche von der localisirten Befruchtung erst drei Frühjahre nach einander nachgemacht haben müsse, um zu denselben Resultaten wie er zu gelangen (G. A. S. 925 und diese Schrift S. 118). Indessen scheint mir schon eine genauere Analyse der Beobachtungen und Schlüsse von Roux klärend zu wirken und daher nicht ohne Interesse zu sein. Versuchen wir sie also!

Nach der zweiten Fassung des Gesetzes wird die Richtung der ersten Theilebene des Froscheies und damit auch die Medianebene des Embryo durch die Richtung der Copulationslinie von Ei- und Samenkern bestimmt. Hierzu ist dreierlei zu bemerken:

Erstens. Die Bezeichnung: Richtung der Copulationslinie führt leicht zu Missverständnissen, die wir klarlegen müssen. Gewöhnlich wird der Leser der Abhandlung von Roux, wie es zum Beispiel Fick in seiner sogleich zu erwähnenden Untersuchung ergangen ist, der Ansicht sein, dass die Richtung der Copulationslinie (Fig. III *A*, II *rc*) das umgebogene Ende der Pigmentstrasse oder, allgemein ausgedrückt, das letzte Ende der durchlaufenen Wegstrecke sei, welches Roux als Copulationsbahn (*cb*) von der Penetrationsbahn (*pb*) unterschieden hat. Weit gefehlt. Roux hat auch diesen Begriff noch feiner ausgearbeitet und umgestaltet. Er versteht nämlich, wie man bei sorgfältiger Lectüre aus seiner Abhandlung herauslesen kann, unter dem

Worte „Copulationsrichtung" nichts Anderes als eine ideelle Linie, welche man als Senkrechte auf die Fläche, die durch Berührung und Abplattung des Ei- und Samenkerns entsteht, oder auf die Copulationsfläche errichtet. Er spricht daher auch an einer Stelle von einer „immanenten Copulationsrichtung des Kernes".

Und nun beachte man: Bei obiger Definition kann zwar die Copulationslinie mit der Copulationsbahn, dem letzten Ende der Pigmentstrasse, zusammenfallen, sie braucht es aber nicht nothwendiger Weise. Sie fällt zum Beispiel mit ihr nicht zusammen, wenn das Kernpaar nach der Copulation seine Stellung im Ei verändert, oder wenn es auch nur sich mit seiner Copulationsfläche um seine Axe herumdreht. In beiden Fällen wird eine auf der Copulationsfläche senkrecht errichtete Linie alle möglichen Winkel mit der wirklichen Copulationsbahn (Pigmentstrasse) beschreiben können. Man vergleiche Fig. III, in welcher das Stadium *A* sich in das Stadium *B* durch Drehung des Kernpaares umgewandelt hat, und die Theilung anstatt in der Richtung I *befm.* oder II *rc* in der Richtung III *ic* erfolgt ist.

Das lehrreichste Beispiel hierfür bietet das Ei von Ascaris nigrovenosa, welches ich gerade in Bezug auf diesen Punkt schon im Jahre 1884 genau analysirt habe (Fig. IV). Ei- und Samenkern wandern in gerader Linie, welche durch Pfeile (*e*, *s*) bezeichnet ist, von den Polen des längs-ovalen Eies auf einander zu und platten sich in seiner Mitte an der quergestellten Copulationsfläche ab. Die Befruchtungsrichtung, der Weg, welchen beide Kerne, um sich zu treffen, zurückgelegt haben, oder die wirkliche Copulationsbahn (Fig. IV *A 3 e s*) fällt mit der Längsaxe des Eies genau

zusammen. In dieser Richtung erfolgt aber die erste Theilung nicht. Das Kernpaar dreht sich mit seiner Copulationsfläche (*B* und *C*) um 90 Grad herum, so dass jetzt die auf ihr senkrecht errichtete Linie (Copulationsrichtung) mit der Querebene des Eies ($C_1$) zusammenfällt, in welcher sich dann die Theilung vollzieht. Nur unter Annahme meiner oben gegebenen Definition des Begriffes „Copulationslinie" konnte Roux sagen: „Bei Ascaris nigrovenosa theilt sich der Furchungskern in der durch Drehung nachträglich quergestellten Copulationsrichtung, entspricht also zugleich meinem Gesetz" (l. c. S. 412).

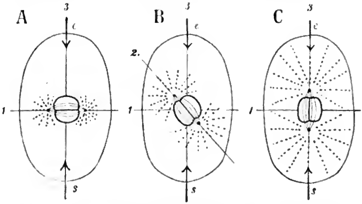



Fig. IV. Drei Schemata des befruchteten Eies von Ascaris nigrovenosa, um die Drehung des copulirten Kernpaares und ihr Verhältniss zur ursprünglichen reellen Copulationsbahn zu erläutern. Die Pfeile *e* und *s* zeigen die Richtung, in welcher sich Ei und Samenkern auf einander bewegt haben, die reelle Copulationsbahn (*3*), an. Richtung *1* ist die Queraxe des Eies, mit welcher die Theilebene später zusammenfällt. Die Linie *2* zeigt die Lage der Copulationsfläche auf einem Zwischenstadium *B* an.

Aus dem citirten Satz, sowie aus der weiteren Fassung, welche Roux dem Begriff „Linie der Copulationsrichtung" gegeben hat, lässt sich der gewiss naheliegende und selbst-

verständliche Schluss ziehen: Wenn die Linie der Copulationsrichtung durch Ortswechsel oder Drehungen des copulirten Kernpaares in erheblichem Umfang nachträglich verändert werden kann, so wird durch den vom Samenkörper durchlaufenen Weg die Richtung der ersten Theilebene überhaupt nicht mehr bestimmt (Fig. III und IV). Wir thun mit diesem Schluss nur einen ganz kleinen Schritt noch über Roux hinaus. Wie dieser selbst schon, durch das Studium seiner Schnittpräparate veranlasst, bezweifelte, ob die Sameneintrittsstelle und die Penetrationsbahn auf die Lage der ersten Theilebene einen Einfluss ausüben, und sie wenigstens als minderwerthig bezeichnete, so können wir jetzt auch dem Rest des Weges, der Copulationsbahn, einen Einfluss nicht mehr einräumen.

Das von Roux über die Wirkung der Befruchtung formulirte Gesetz kann in seiner ersten Fassung nach keiner Richtung mehr Giltigkeit beanspruchen. Roux hat sich zu diesem Schluss selbst nicht entschlossen, sondern vorgezogen, dem Begriff „Richtung der Copulationslinie" unter der Hand eine feinere, umfassendere Bedeutung in der dargestellten Weise zu geben. Er hat dadurch freilich nur Verwirrung gestiftet. Denn die Leser seiner Schriften werden die Richtung der Copulationslinie meist auf die reelle Copulationsbahn, auf den letzten Theil des vom Samenkörper zurückgelegten Weges, beziehen und sich enttäuscht sehen, wenn sie die Richtigkeit des so aufgefassten Roux-schen Gesetzes an irgend einem Object nachprüfen wollen.

So ist es Fick ergangen bei seiner ausserordentlich sorgfältigen Untersuchung des Axolotleies (14, S. 568 bis 577, 602).

Beim Axolotl ist die Eintrittsstelle und der erste Weg des Samenfadens im Ei ebenfalls an Schnittpräparaten leicht zu beobachten; „der weitere Weg des Samenfadens aber seine complicirten Drehungen und Wendungen konnten nur mit grosser Schwierigkeit von Fick durch Combinationszeichnungen aufgeklärt werden." Dabei hat sich herausgestellt, „dass die Richtung der Biegung in der Pigmentstrasse beim Axolotl keineswegs direct als die Copulationsrichtung angesehen werden kann". Fick hat sich sehr bemüht, durch Reconstruction bei einer grossen Zahl von Eiern eine Gesetzmässigkeit in der Richtung der Pigmentumbiegung, des „Pigmentstiefels" zu ergründen; aber seine Mühe war eine vergebliche: „es besteht beim Axolotl keine Gesetzmässigkeit in dem erwähnten Verhältniss; das umgebogene Ende ist ohne Beziehung zum Eikern"; auch kann schon desswegen „von einem directen Zielen" des Kniees auf den Eikern natürlich gar keine Rede sein, weil ja der letztere zur Zeit der Knieausbildung noch ganz an der Peripherie liegt" (l. c. S. 576).

Nach Klärung der Sachlage gestatten wir uns eine zweite Bemerkung. Wenn man von der oben gegebenen allgemeinen Definition des Begriffes „Copulationsrichtung" ausgeht, welche sich allein als die zutreffende aufrecht erhalten lässt, dann ist das Roux'sche Gesetz in seiner zweiten Fassung nur ein anderer, aber ungenauerer Ausdruck für den allbekannten Satz: „Die Theilebene des befruchteten Eies erfolgt rechtwinklig zur Axe der Kernspindel und wird von der Lage und Stellung der Spindel als der früher vorhandenen bestimmt."

Der Beweis ist leicht zu führen. Die descriptiven Forscher wissen schon aus der Zeit, wo man zum ersten Mal

mit den im Ei sich abspielenden Vorgängen der Befruchtung bekannt wurde, dass die Attractionscentren (Centrosomen) für die erste Theilungsfigur (Fig. III und IV) an zwei opponirten Punkten in der Peripherie der Copulationsfläche von Ei- und Samenkern auftauchen, und dass zwischen ihnen die Kernspindel entsteht. Schon in meiner Abhandlung aus dem Jahre 1884 sagte ich bei der Erklärung der Rotation der conjugirten Kerne im Ei von Ascaris nigrovenosa (siehe auch S. 104), dass die Kernaxe in die Abplattungsfläche, das ist in die Copulationsfläche der beiden Kerne zu liegen kommt (Fig. IV $A_1$), dass die Attractionscentren sich an zwei opponirten Punkten der Copulationsfläche entwickeln müssen, dass das Kernpaar halbirt werde durch eine Ebene, welche die Copulationsfläche rechtwinklig schneide (19, S. 21).

Es ist ohne Weiteres klar, dass eine Linie, welche die Mitte der Kernspindel rechtwinklig schneidet, nichts Anderes als die Richtung der Copulationslinie in der oben beschriebenen weiteren Fassung von Roux ist (Fig. III *A rc*, *B ic*). Der Ausdruck „Die Richtung der ersten Theilung des Furchungskernes wird durch die Copulationsrichtung der Vorkerne bestimmt“ lässt sich daher ersetzen durch den Satz: „Die Richtung der ersten Theilung wird durch die Lage der Kernspindel des copulirten Kernpaares bestimmt, derart, dass sie die Axe der Kernspindel in ihrer Mitte rechtwinklig schneidet.“ Ohne Frage ist diese Fassung, welche ich schon 1884 entwickelt habe, und deren Priorität ich hiermit geltend mache, die bessere und genauere; sie beseitigt ein- für allemal die Vorstellung, durch welche die Forscher bisher in der Irre herumgeführt worden sind, als ob die Pigmentstrasse, die vom Samenkörper im Ei eingeschlagene Richtung, auf die Lage der Theilungsebene von Einfluss sein könne.

Was ferner die Bedeutung des ermittelten Theilungsmodus des copulirten Kernpaares betrifft, so hob ich 1884 schon hervor, dass er nach den schönen Untersuchungen von van Beneden nothwendig sei, damit von der Substanz der conjugirten Kerne von jedem die Hälfte einem Tochterkern zugetheilt werde (19, S. 21).

Roux hat später gleichfalls die Frage nach der functionellen Bedeutung seines Gesetzes (?), dass die erste Theilung des Furchungskernes normaler Weise in der Copulationsrichtung der Vorkerne erfolge, aufgeworfen. (G. A. S. 390—394.) Nachdem er alle verschiedenen Möglichkeiten der Mischung und Vertheilung der männlichen und weiblichen Kernsubstanzen auf die Tochterkerne erörtert, stellt er das Gesetz auf, dass die ermittelte Art der Theilung bei der Annahme einer „fehlenden“ oder „unvollkommenen Vermischung“ der Substanzen der Vorkerne allein diejenige ist, welche keine in der Copulationsrichtung vor sich gegangene Aneinanderlagerung oder Vermischung der beiden Kernmaterialien wieder aufhebt. Er bezeichnet den Vorgang als „den einfachsten, ökonomischsten Mechanismus der Theilung durch Copulation verbundener, aber nicht oder nur unvollkommen vermischter Materialien“.

Auch dieser Satz ist nur eine Umschreibung und eine ungenauere Wiedergabe des schon zuvor durch van Beneden ermittelten Gesetzes. Schon vor den Erörterungen und der Erwägung der verschiedenen Möglichkeiten durch Roux war über diesen Punkt durch die glänzende Entdeckung eines descriptiven Forschers helles Licht verbreitet worden. Das seitdem mehrfach bestätigte van Beneden'sche Gesetz, dass Ei- und Samenkern gleichviel Kernsegmente zur Bildung der ersten Kernspindel liefern, dass das Muttersegment sich in Tochtersegmente spalte, welche darauf in gleichem Verhält-

nisse sich auf die Tochterkerne vertheilen, hat uns einen vollkommen erschöpfenden Einblick in den Process und seine Bedeutung gewährt. Wem es Vergnügen macht, mag meinetwegen den Vorgang „den einfachsten, ökonomischsten Mechanismus der Theilung durch Copulation verbundener, aber nicht oder nur unvollkommen vermischter Materialien" heissen. Mehr, als wir durch van Beneden's Gesetz wissen, erfahren wir hierdurch nicht. Ueber dasselbe hinaus hat bis heute unserer Erkenntniss nichts Neues hinzugefügt werden können.

Noch eine dritte Bemerkung. Ich bezeichnete oben die von mir gegebene Fassung, dass die erste Theilungsebene des Eies die Kernspindel des copulirten Kernpaares rechtwinklig schneide und daher in ihrer Richtung durch die Lage der letzteren bestimmt werde, als die bessere und genauere im Vergleich zu der von Roux gegebenen Fassung, dass die Richtung der ersten Theilebene des Froscheies durch die Richtung der Copulationslinie von Ei- und Samenkern bestimmt werde. Die Roux'sche Fassung ist nämlich mathematisch falsch und daher einfach unhaltbar. Jeder weiss, dass die Lage einer Ebene durch die Richtung einer einzigen geraden Linie nicht bestimmt werden kann. Denn ich kann die Ebene um eine einzige gerade Linie als Axe herumdrehen und ihr so unzählige Lagen geben. Das Froschei kann in der Copulationsrichtung durch eine verticale, horizontale und unzählige schräg zur verticalen gestellte Ebenen getheilt werden. Von diesem Fehler ist die von mir gegebene Fassung frei, da eine begrenzte gerade Linie (Axe der Kernspindel) nur durch eine einzige Ebene in ihrer Mitte rechtwinklig halbirt werden kann.

Durch meine Fassung ist zugleich auch das sich anschliessende Problem als Frage klar gestellt: Wodurch wird

die Lage der Kernspindel im Ei bestimmt? Hierauf gab ich die meiner Meinung nach zutreffende und erschöpfende Antwort: „Die Lage der Kernaxe steht wieder in einem Abhängigkeitsverhältniss zur Form und Differenzirung des sie umhüllenden protoplasmatischen Körpers.“ Unter Differenzirung verstehe ich die besondere Art und Weise, wie Protoplasma und Dotterbestandtheile im Ei vertheilt und angeordnet sind. Auch wies ich verschiedene Factoren nach, welche auf eine stärkere Ansammlung von Protoplasma an einzelnen Stellen des Eikörpers hinwirken, wie die Bildung der Richtungskörper und die Befruchtung. Mit anderen Worten ausgedrückt: ich machte die Lage der Kernaxe von dem Bau der Eizelle vor dem Beginn der Theilung abhängig.

Auch Roux war im weiteren Verlauf seiner Experimente 1887 genöthigt, dem Dotter einen grossen Einfluss auf die Richtung der ersten Theilebene einzuräumen. Bei Eiern von Rana esculenta, die er in schiefer Zwangslage befruchtete, sah er die Theilebene ausser jeder Beziehung zum Befruchtungsmeridian stehen, und er erkannte an, „dass die durch die Zwangslage bilateral-symmetrisch geordneten Dottermassen einen »drehenden«, bestimmt einstellenden Einfluss auf den Furchungkern, sei es schon während seiner Bildung oder nach derselben, ausüben, und dass dann der so eingestellte Kern, indem er sich in seiner Copulationsrichtung theilt, bewirkt, dass auch der Dotter sich in dieser Richtung theilt“ (G. A. S. 411). Er findet in den Ergebnissen der Befruchtung bei Zwangslage eine neue Bestätigung seiner Ansicht, „dass weder die Lage der Eintrittsstelle, noch die Substanzen der Pigmentstrasse des Samenkörpers das Bestimmende für die »Richtung« der ersten Theilung des

Dotters sind, sondern dass das Moment in der Richtung der Copulation der Kerne zu suchen ist" (S. 406), dass aber „bei genauerer Prüfung auch letzteres Moment nicht die einzige bestimmende Componente sein kann" (S. 406), sondern der richtende Einfluss der Dottermasse.

In diesen und anderen Sätzen ist denn schliesslich Roux nach mannigfachen Kreuz- und Querfahrten auf demselben Standpunkt angekommen, welchen ich schon 1884 eingenommen hatte, freilich ohne dieser Beziehungen irgendwie zu gedenken, getreu seinem Ausspruch, welcher diesem Abschnitt vorgesetzt ist: „Die causalen Forscher würden einen Umweg einschlagen und sich selber ein Armuthszeugniss ausstellen, wenn sie ihr Werk damit anfangen wollten, die mannigfachen, nicht bewiesenen Aussprüche descriptiver Forscher auf ihre Richtigkeit zu prüfen."

Wir wollen dem causalen Forscher diesen Standpunkt lassen und nur zum Schluss noch einmal kurz das Ergebniss unserer analytischen Studie in einigen Sätzen zusammenfassen, in welchen sich eine interessante Metamorphose entwicklungsmechanischer Gedanken und Gesetze wie eine Verwandlung von Nebelbildern vollzieht.

Erstes Bild, im Jahre 1882. Vor einer Ueberschätzung des vermuthlichen Einflusses des Befruchtungsvorganges auf die Richtungsbestimmung der ersten Furche muss die Erwägung schützen, dass es Thiere giebt, bei denen sowohl befruchtete als unbefruchtete Eier vollkommen entwicklungsfähig sind (G. A. S. 121).

Erste Verwandlung. 1883. Die Befruchtung wirkt trotzdem richtungsbestimmend. Die Richtung der ersten Furche und der Medianebene des Embryo wird durch die

beliebig gewählte Lage der Sameneintrittsstelle bestimmt (G. A. S. 357).

Zweite Verwandlung. 1887. Die Sameneintrittsstelle und die Penetrationsbahn sind im Vergleich zur Copulationsbahn (Haken der Pigmentstrasse) für die Bestimmung der Richtung der ersten Furche minderwerthig, wenn sie überhaupt einen bezüglichen Einfluss ausüben (S. 383).

Dritte Verwandlung. 1887. Die Richtung der ersten Theilungsebene wird auch nicht durch die reelle Copulationsbahn (Haken der Pigmentstrasse), sondern durch die Richtung der ideellen oder immanenten Copulationslinie der beiden Vorkerne bestimmt (S. 412).

Vierte Verwandlung. 1887. Die Richtung der ersten Theilungsebene wird nicht ausschliesslich durch die Richtung der Copulationslinie der beiden Vorkerne (erste Componente), sondern auch durch die Anordnung der Dottermasse und ihren richtenden Einfluss (zweite Componente) bestimmt (S. 407).

Das Schlussbild (1895) liefern die in der neu aufgelegten Sammlung der Abhandlungen über Entwicklungsmechanik gleichfalls neu formulirten Naturgesetze § 1—4 (S. 1025).

Wie verhält es sich bei diesen Verwandlungen mit der Richtigkeit der Ergebnisse der von Roux zuerst angestellten Experimente und seiner Beobachtungen?

## Dritte Studie. Einige Definitionen.

Ausspruch von W. Roux: „Ich ersuche zugleich die Herren bequemen Abschreiber à la M. V . . . . . ., dasjenige, was sie für meine Ansichten ausgeben wollen, ebenso wenig aus den Schriften H. Driesch's wie aus denen O. Hertwig's zu entnehmen, sondern bitte sie, hartes Holz zu bohren und die Originale zu studiren."

A. f. Entw. Bd. III S. 428.

Da Roux selbst viele Erscheinungen, die mit seinen „Naturgesetzen" nicht übereinstimmen wollten, zu beob-

achten Gelegenheit hatte, da er ferner seit einer Reihe von Jahren immer mehr Widerspruch von verschiedenen Seiten erfuhr, und zwar auf Grund zahlreicher Experimente und Beobachtungen, so musste er wohl oder übel sich mit der veränderten Sachlage abzufinden suchen. Er hat sich denn öfters bemüht, seine Gesetze, ohne sie preiszugeben, den neuen Verhältnissen anzupassen. Dazu mussten Hilfshypothesen ersonnen, sowie entwicklungsmechanische Definitionen und Begriffe gebildet werden.

Eine sehr ausgiebige Verwendung finden in den Schriften von Roux namentlich einige künstliche und willkürliche Begriffsbestimmungen. Als solche bezeichne ich 1. die Unterscheidung einer normalen oder typischen und einer anomalen oder atypischen Entwicklung, wie sie Roux sich zurechtgelegt hat; 2. die Unterscheidung einer Selbstdifferenzirung und einer abhängigen Differenzirung.

1. Die Definition der typischen und atypischen Entwicklung ist ein classisches Beispiel einer Definition, durch welche so gut wie nichts definirt wird. So lesen wir an einer Stelle (G. A. S. 914, 915): „Die verschiedenen, nicht von einer einzigen Bildungsweise ableitbaren Thatsachen haben mich veranlasst, zwei entsprechend verschiedene Bildungsmodi aufzustellen.“ „Erstens einen Bildungsmodus für die normale Entwicklung, den ich als Modus der directen s. typischen Entwicklung bezeichne, weil er typisch verläuft“, „zweitens den Modus der indirecten s. atypischen s. regulatorischen Entwicklung etc. Dieser ist im Gegensatz zu ersterem charakterisirt durch entsprechend atypischen, aber von einem stets vorhandenen, wenn auch nur kleinen „typischen“ Theile aus geleiteten Verlauf“; oder an einer andern Stelle (S. 844): „Das Wesen

der typischen Entwicklung ist bezeichnet vornehmlich durch stets denselben typischen Ausgang von einer (ihrer Herkunft nach typischen) äusserlich „undifferenzirten“ ganzen Zelle und durch in allen Fällen denselben typischen Verlauf.“ „In allen Fällen“ wird dabei wieder eingeschränkt durch den in Klammern gesetzten Zusatz, „von geringen Variationen und ihnen entsprechenden directen Anpassungen, Selbstregulationen, abgesehen“. Oder an dritter Stelle (S. 813): „Ist die typische Entwicklung, wie wir annehmen, Bildung von typisch Geordnetem aus typisch Geordnetem unter vollkommen typischem Verlaufe, und zwar Entwicklung eines typischen formal Complicirten aus einem typischen formal Einfacheren, so ist sie also etwas in ihrem Principe durchaus Verständliches(!), sofern wirklich der Verlauf in allen seinen Theilen, nicht bloss in den Hauptzügen, typisch bestimmt sich vollzicht, und sofern die eventuellen »atypischen« Einzelvorgänge doch durch »typische« Regulationsmechanismen vermittelt werden.“ „Die »atypische Entwicklung« ist dagegen Bildung von Geordnetem aus einem in sich Geordneten, aber atypisch Begrenzten, und zwar Bildung eines typischen Ganzen aus einem atypisch begrenzten Theile eines solchen“ etc. „Aus der atypischen Begrenzung des sich zum typischen Ganzen umbildenden Theiles folgt, dass diese Umbildung sich im Speciellen auf einem jedem Einzelfalle angepassten Wege vollziehen muss.“ „Diese Anpassung ist es, die, sofern sie eine directe ist, den Anschein des Wunderbaren, Metaphysischen (sic!) hat“ (S. 814). Daher soll überhaupt der atypischen Entwicklung „beim gegenwärtigen Stand unserer Erkenntniss etwas Metaphysisches (!!) anhaften“ (S. 813).

Um in den Sinn der Definitionen noch tiefer einzu-

dringen, mag uns ein Beispiel dienen. Wir wählen das Froschei, da ja sein Studium den Anstoss zu den Begriffsbestimmungen gegeben hat, denen Roux, nach den mehrfachen Wiederholungen zu schliessen, besonderen Werth beimisst, und fragen uns; was ist bei ihm typische und atypische Entwicklung? Auf die Frage würde nach den Definitionen von Roux die Antwort lauten:

Das normale, kuglige Froschei ist ein typisch begrenztes und entwickelt sich typisch, weil Alles typisch zugeht; seine Entwicklung ist im Princip durchaus verständlich. Ein Froschei dagegen, das ganz wenig durch Druck abgeplattet ist und daher im Furchungsprocess einige Abweichungen zeigt, ist ein atypisch begrenztes und entwickelt sich atypisch zu einem typischen Ganzen; seine Entwicklung hat den Anschein des Wunderbaren, Metaphysischen an sich, weil sie sich wegen der „atypischen Begrenzung des sich zum typischen Ganzen umbildenden Theiles“ „im Speciellen auf einem jedem Einzelfalle angepassten Wege vollziehen muss.“

Mehr als aus den Definitionen, dass typische oder atypische Entwicklung darin besteht, dass sich etwas typisch oder atypisch entwickelt, wird uns das Geheimniss der typischen Entwicklung aus folgender Stelle klar (l. c. S. 844):

„Typische Entwicklung ist entwicklungsmechanisch bis jetzt charakterisirt in den ersten Stadien (beim Frosch) durch die Bestimmung der ersten Theilungsebene durch die Befruchtungsebene, durch die Anlage der Schwanzseite des Embryos auf der Befruchtungsseite des Eies, durch die Lage der Medianebene in der ersten Furchungsebene etc., durch die erwähnte Selbstdifferenzirung der ersten Furchungszellen zu bezüglichen Theilstücken der Morula, Gastrula

und des Embryo, in etwas späteren Stadien gleichfalls durch einige wenige, von mir nachgewiesene Selbstdifferenzirungen (Selbstschluss des Medullar- und des Darmrohrs), ferner durch einige aus den Missbildungen erschlossene Selbstdifferenzirungen, sowie durch mehrere, bereits ermittelte Arten von Correlationen." Also ohne Umschweife, klipp und klar gesagt: die typische Entwicklung ist charakterisirt durch die Roux'schen Naturgesetze, während Alles, was sich diesen Gesetzen nicht fügt, atypisch ist.

Leider sind diese Roux'schen Gesetze nach der Aussage ihres Urhebers selbst in ihrer Wirkungssphäre und Giltigkeit sehr eingeschränkt. Denn die „vollkommen" typische, nicht der „geringsten" Störung unterliegende Entwicklung soll nach Roux „ganz rein für sich wohl überhaupt nicht vorkommen" (G. A. S. 980), und sie soll auch nicht möglich sein, weil das Ei bei seiner Entwicklung von äusseren Bedingungen abhängig ist (l. c. S. 981). In seiner jüngsten Abhandlung (A. f. E. S. 333) macht daher Roux noch eine weitere, feinere Unterscheidung zwischen typischer und normaler Entwicklung, welche man nicht mit einander verwechseln dürfe; denn die typische Entwicklung entspräche nur einer »ganz normalen« Ontogenese, die aber in Folge der ungleichen äusseren Einwirkungen und vielleicht auch in Folge von Variationen im Bau des Eies resp. Samenkörpers wohl nie vorkomme". Bei der normalen Entwicklung kann es mithin auch atypisch zugehen [1]).

---

[1]) So ist auch auf S. 982 zu lesen: „Obschon also nie ein Individuum ganz allein durch die directe s. typische Entwicklung" entsteht, so muss „diese Art der Entwicklung doch möglichst streng von der indirecten s. regulatorischen Ent-

Uns scheint es sich mit den Begriffen der typischen und der atypischen Entwicklung wie mit den Worten Gesundheit und Krankheit, Leben und Sterben zu verhalten. Auch über diese gegensätzlichen Begriffe kann ein scharfsinniger und phantasievoller Doctorand, wie viele andere Theorien, so auch die Theorie aufstellen, dass vollkommene Gesundheit wohl überhaupt nicht vorkommt, da doch irgend ein Theil immer krank ist, und dass das Leben, da Zellen in unserem Körper fortwährend zu Grunde gehen, eigentlich ein fortwährendes Sterben ist.

Wir aber wollen, ohne in eine Disputation weiter einzugehen, uns darauf beschränken, aus den Definitionen von Roux den naheliegenden Schluss zu ziehen, dass seine entwicklungsmechanischen Naturgesetze, weil sie nur für „die vollkommen typische" oder „ganz normale" Entwicklung, welche aber „wohl nie vorkommt", gelten, mit der wirklichen Entwicklung, welche zum guten Theile eine atypische ist, sich bald hier, bald da in Widerspruch befinden; es sind daher, was ja auch mit den Ergebnissen dieser Studien in bester Harmonie steht, weniger Gesetze, die zeigen, wie es in dieser unvollkommenen Welt eigentlich zugeht, als Gesetze, die uns lehren sollen, wie die atypische Entwicklung in der Natur werden müsste, um vollkommen typisch zu sein.

2. In ähnlicher Weise wie über die bisher besprochenen Begriffe, „typische" und „atypische", „normale", „ganz normale" und „anomale Entwicklung", hat Roux Definitionen, denen er für sein Lehrgebäude hohen Werth beilegt, über die Worte Selbstdifferenzirung und abhängige Diffe-

---

wicklung geschieden werden, da die Processe beider wesentlich verschieden sind."

renzirung aufgestellt und ihr Verhältniss zu den verschiedenen Arten der Entwicklung erörtert.

Die typische Entwicklung des Eies ist für Roux hauptsächlich „Selbstdifferenzirung“. Alle Vorgänge sind so genau normirt, dass jedes Stück des Eies, jede Furchungszelle etc. zu einem bestimmten Theil des Embryos zu werden im Voraus bestimmt ist (Mosaiktheorie) und sich unabhängig von anderen Theilen durch Selbstdifferenzirung dazu entwickelt. Ihren besonderen, von Anfang an vorgezeichneten Charakter während der Entwicklung erhalten die einzelnen Zellen aufgeprägt durch die Kernsubstanz, welche durch den Theilungsprocess qualitativ ungleich getheilt wird.

Bei der atypischen Entwicklung dagegen tritt die Selbstdifferenzirung der Theile mehr in den Hintergrund und wird durch abhängige oder correlative Differenzirungen der Theile unter einander ersetzt. Es werden neue Mechanismen der Selbstregulation durch jede Störung des normalen Zustandes, schon durch die geringsten Abweichungen, wie z. B. die so häufigen Verschiebungen der Furchungszellen, geweckt. Es werden dadurch die abnorm gelagerten oder abnorm beschaffenen Theile unter die regulatorischen differenzirenden Wirkungen ihrer Umgebung gestellt (G. A. S. 980. 981). Sie werden umdifferenzirt. An Stelle des Kernmaterials, welches in Folge qualitativ ungleicher Theilung von Haus aus nur für eine ganz besondere einseitige Art der Entwicklung fest vorausbestimmt war (typisches Idioplasma), tritt jetzt ein in jeder Zelle gleichsam noch in Reserve gehaltenes Kernmaterial, welches in undifferenzirtem Zustand jeder Zelle noch neben dem qualitativ ungleich getheilten Kernmaterial für unvorhergesehene Fälle bei der Theilung mit auf den Weg gegeben wird, das Reserve-Idioplasma.

Da ich die Mosaiktheorie von Roux und die ihr nahe verwandte Keimplasmatheorie von Weismann, besonders die Lehre der qualitativ ungleichen Kerntheilung und des Reserve-Idioplasma, schon im ersten Heft der „Zeit- und Streitfragen" eingehend besprochen habe, verweise ich auf das früher Gesagte (besonders S. 27—80) und gehe hier nur noch auf Gebrauch und Bedeutung der beiden Worte „Selbstdifferenzirung" und „abhängige Differenzirung" ein. Denn Roux bedient sich ihrer als Schlagworte, um mit ihnen das seiner Meinung nach grundverschiedene Wesen der typischen und atypischen Entwicklung zu bezeichnen. Er nennt sie schwierige, aber für seine causale Forschung nothwendige Begriffe.

Selbstdifferenzirung findet nach Roux in der Entwicklung eines Organismus oder eines seiner Theile statt, wenn „eine Veränderung sich durch gestaltende oder qualitativ differenzirende Energien vollzieht, welche in dem »veränderten Ganzen« resp. in dem veränderten Theile gelegen sind" (G. A. S. 821). Abhängig oder correlativ ist dagegen die Differenzirung, wenn „bei der Gestaltung eines Gebildes ausserhalb desselben gelegene differenzirende Ursachen mitwirken." Die Unterscheidung der beiden Entwicklungsweisen gründet Roux „auf den Sitz der differenzirenden Ursachen;" er nennt sie daher auch kein actives, sondern ein topographisches Princip (l. c. S. 823).

Noch etwas genauer wird an einer andern Stelle die Definition ausgeführt (l. c. S. 978): „Unter »Selbstdifferenzirung« eines von der Natur oder in Gedanken von uns abgegrenzten Theiles verstehe ich, dass die Ursachen des »Specifischen« der Differenzirung dieses Theiles in ihm selber gelegen sind. Vorbedingungen dieser Veränderungen, d. h. Componenten, welche nicht das Specifische:

die Qualität, den Ort, die Zeit und die Intensität der Veränderung bestimmen, wie z. B. die Zufuhr von Wärme, Sauerstoff und sonstiger Nahrung, können dabei von aussen zugeführt werden, ohne dass die Veränderung dadurch den Charakter der Selbstdifferenzirung in meinem Sinne verliert. Als abhängige resp. correlative Differenzirung bezeichne ich die Veränderung eines umgrenzten Theiles, sofern resp. soweit die das specifische Verhalten nach Qualität, Ort, Zeit und Grösse dieser Veränderung bestimmenden Ursachen ausserhalb dieses Theiles gelegen sind."

Wie mit den Worten typische und atypische Entwicklung hat Roux auch hier wieder die Biologie mit zwei unklaren Begriffen beschenkt, deren Verwendung im besonderen Fall in höchstem Grade von dem Belieben und der Willkür des einzelnen Forschers abhängt.

Streng genommen kann ja von einer Entwicklung durch Selbstdifferenzirung überhaupt nicht gesprochen werden. Denn auch die geringste Veränderung eines Organismus oder eines seiner Theile setzt stets die Mitwirkung äusserer Ursachen voraus.

Das hat auch Roux eingesehen und bemerkt daher (l. c. S. 822): „Um Irrthümern vorzubeugen, ist stets gegenwärtig zu halten, dass es Selbstdifferenzirung im »analytischen« Sinne, also in Bezug auf das »Geschehen« selber, auf die Veränderung bloss des gerade veränderten Theiles nicht giebt und nicht geben kann, da entsprechend dem Beharrungsgesetz nichts seinen Zustand von selber zu verändern vermag. Die Entwicklung besteht also ihrem Wesen nach in Wechselwirkungen, in gegenseitigen Beeinflussungen."

„Die »Veränderung oder Differenzirung an sich« beruht stets auf Wechselwirkung von Theilen, da nichts ganz von selber sich verändern kann" (l. c. S. 979).

Gewiss ist es schon von vornherein misslich, einen Ausdruck, von dem man selbst sagt, dass er wissenschaftlich eigentlich auf eine Sache nicht zutrifft, sogar als Mittel zur Unterscheidung und Erklärung zweier grundverschiedener Entwicklungsweisen zu verwenden. Soll es trotzdem geschehen, dann muss der Begriff wenigstens so klar definirt sein, dass über seine Verwendung kein Zweifel mehr bestehen kann. In diesem Fall kann nach meiner Meinung das Wort Selbstdifferenzirung einzig und allein in folgender Weise und unter folgender Motivirung gebraucht werden:

Eine Selbstdifferenzirung kann der Entwicklungsprocess eines Eies insofern genannt werden, als das Ei ein so complicirter Organismus, meinetwegen auch Mechanismus ist, dass von seiner Structur das Eigenthümliche oder Specifische des Entwicklungsprocesses vorwiegend abhängt, während die äusseren Einwirkungen (causae externae) zwar gleichfalls unbedingt nothwendig sind, aber doch für das Zustandekommen der besonderen Art des Endproducts weniger ins Gewicht fallen.

Es spielt bei der Erklärung, um mich eines Beispiels zu bedienen, die complicirte und specifische Organisation der Eizelle dieselbe Rolle wie bei der Erklärung der Leistung einer Maschine ihre complicirte Structur. In dem einen wie in dem anderen Falle sind äussere Ursachen oder Umstände zwar unbedingt nothwendig, dort, damit die Entwicklung des Eies in Gang kommt und unterhalten wird, Sauerstoff, Wärme, Licht etc., hier, damit die Maschine in Thätigkeit gesetzt und erhalten wird, eine äussere Kraftquelle. Aber diese äusseren Ursachen können variiren und haben besonders auf das Specifische der Entwicklung des Eies oder der Leistung der Maschine nur sehr untergeordneten Einfluss. Eine Buchdruckmaschine arbeitet in derselben Weise,

mag sie durch eine Dampfmaschine, einen Electromotor oder eine andere Kraftquelle getrieben werden. Ebenso wird ein Froschei zum Frosche, mag es sich bei 5—10 oder 20 Grad Wärme, bei reicher oder beschränkterer Sauerstoffzufuhr, in feuchter Atmosphäre oder im Wasser etc. entwickeln.

Will man in diesem schärfer präcisirten Sinne das Wort Selbstdifferenzirung gebrauchen, dann liegt auf der Hand, dass die Entwicklung eines Eies, die unter anderen als den gewöhnlichen Bedingungen vor sich geht, gleichfalls als Selbstdifferenzirung bezeichnet werden muss, auch wenn jetzt einige Störungen mit unterlaufen. Mögen die Bedingungen variiren, wie sie wollen, mögen sie die gewöhnlichen oder aussergewöhnlichen sein, jedes Mal tritt das Ei in den Entwicklungsprocess mit der ihm eigenthümlichen, specifischen Organisation hinein. Seine Theilnahme kann nicht das eine Mal als Selbstdifferenzirung, das andere Mal als abhängige Differenzirung bezeichnet werden. Auch verrichten die äusseren Umstände in dem einen Fall nicht mehr als in dem andern. In beiden Fällen greifen sie in den Entwicklungsgang ohne Unterbrechung mit ein, ermöglichen und beeinflussen ihn.

Die Entwicklung eines kugeligen Froscheies zum Beispiel ist ihrem Wesen nach keine andere, als wenn es zwischen zwei Glasplatten etwas gepresst wird. Jedes Mal ist es die specifische Organisation des Eies, welche das Resultat in der Entwicklung vorwiegend bestimmt und bei der Pressung veranlasst, dass die Furchungsebenen eine geringe Abänderung erfahren. Unter veränderten Umständen bethätigt sich die Selbstdifferenzirung des Eies nur in einer etwas anderen, aber für seine specifische Organisation nicht minder eigenthümlichen Weise. Eine Thonkugel, zu einer Scheibe gepresst, würde sich nicht durch

Theilehenen in Stücke zerlegen. Es ist ebenso unlogisch wie wissenschaftlich unzulässig, das eine Mal die Entwicklung des Eies als eine Selbstdifferenzirung, das andere Mal als eine abhängige Differenzirung nach reiner Willkür bezeichnen zu wollen. Das Verfehlte eines solchen Beginnens wird jedem Leser sofort einleuchten, wenn ich das Beispiel etwas anders wähle und die äussere Ursache, welche sich ändert, die Wärme sein lasse. Je nachdem die Froscheier sich bei 5, bei 10 oder 20 Grad entwickeln, beginnen sie sich nach sehr verschiedenen Zeiträumen zum ersten Male zu theilen. Wenn ich die Entwicklung bei 5 Grad eine Selbstdifferenzirung nenne, so muss ich es auch in den anderen Fällen thun. Hier würde Niemand auf den Gedanken kommen, das eine Mal von Selbstdifferenzirung, das andere Mal von abhängiger Differenzirung zu reden — so offenkundig ist die Inconsequenz und die Willkür bei der Unterscheidung. Trotzdem ist der Entwicklungsprocess in jedem Falle ein verschiedener, entsprechend der Verschiedenheit der äusseren Ursachen. Den Standpunkt aber, den wir gegenüber der Verschiedenheit der Entwicklung bei verschiedenen Temperaturgraden einnehmen, können wir nicht nach Belieben ändern, wenn es sich um Verschiedenheiten handelt, die durch andere äussere Ursachen, wie durch ungleichen Druck etc., hervorgerufen werden. Hier hat man nur die Wahl, den Entwicklungsprocess stets Selbstdifferenzirung zu nennen, unter Einhaltung der oben gegebenen Definition, oder man muss ihn, was ich vorziehe und allein wissenschaftlich berechtigt halte, abhängige Differenzirung nennen.

Aber — so könnte man mir einwerfen — zwischen beiden Beispielen besteht doch ein Unterschied. Bei ungleichen Temperaturen bleibt die Art des Entwicklungsprocesses dieselbe; nur ihre Dauer wird abgeändert; bei

Druck der Eier dagegen ändert sich das Wesen des Entwicklungsprocesses, indem die Furchungsebenen eine andere Lage annehmen, und die Theilstücke ganz andere Form und Grösse erhalten.

Darauf erwidern wir: Dass im zweiten Falle das Wesen des Entwicklungsprocesses eine Aenderung erleide, können wir nimmermehr zugeben. *Wie die Veränderung in der zeitlichen Aufeinanderfolge der Theilungen, so ist auch eine Aenderung in der Lage der Theilebenen und in der Grösse und Form der Theilproducte für das Zustandekommen des Endresultats eine ganz unwesentliche Erscheinung im Entwicklungsgang; das Wesentliche und Nothwendige ist nur, dass die Eisubstanz in Zellen zerlegt wird.* Zu einer Haupt- und Staatsaction im Entwicklungsprocess ist die Richtung und Aufeinanderfolge der Theilebenen nur durch *Roux* gemacht worden, welcher auf ihre Erforschung langjährige Arbeit verwandt hat in dem Glauben, durch das Studium des „Richtungsgeschehens“ die ersten Fundamente seiner Zukunftswissenschaft zu legen.

Mit derselben Willkür, mit welcher die unklaren Begriffe Selbstdifferenzirung und abhängige Differenzirung zur Beurtheilung des Entwicklungsprocesses aufgestellt worden sind, hat *Roux* noch weitere, ähnliche und damit zusammenhängende Unterscheidungen getroffen (G. A. S. 908). Ausser von Selbstdifferenzirung und abhängiger Differenzirung spricht er noch von *passiver* (?) Differenzirung, von vollkommener und unvollkommener Selbstdifferenzirung, von gemischter Differenzirung. Die Gebilde, welche sich selbst differenziren oder differenzirt werden oder auf andere differenzirend einwirken, nennt er Differenzirungsgebilde

und unterscheidet hier wieder „Selbstdifferenzirungsgebilde, abhängige oder gar völlig passive Differenzirungsgebilde, temporäre und permanente Selbstdifferenzirungsgebilde, temporär abhängige und permanent abhängige Differenzirungsgebilde“ und Gebilde, welche auf andere differenzirend wirken, als „Anderdifferenzirungsgebilde“, und letztere theilt er wieder ein, je nachdem sie stärker oder schwächer auf andere differenzirend einwirken, als Differenzirungs-Hauptgebilde und Differenzirungs-Nebengebilde. Es sind dies lauter wissenschaftlich unhaltbare und unbrauchbare Begriffe, weil sie sich gegen einander gar nicht abgrenzen, und Niemand anzugeben weiss, wie und inwieweit die vielen Millionen embryonaler Zellen einer Gastrula zum Beispiel auf einander einwirken und an welchen Merkmalen ihre Einwirkung erkannt werden könnte. Was vom Alleinselbstdifferenzirungsgebilde schon gesagt wurde, gilt noch viel mehr vom passiven Differenzirungsgebilde. Wie keine Zelle sich aus sich selbst allein verändern kann, so verhält sich auch keine Zelle, wenn sie sich in Folge einer äusseren Einwirkung differenzirt, passiv; vielmehr hängt der schliessliche Erfolg immer von der besonderen Art ab, wie die Zelle oder der Organismus auf eine Ursache reagirt.

Der Leser, welcher die Definition von Roux über Selbstdifferenzirung des Eies und seiner Theile bei der Entwicklung sich eingeprägt hat und dann hört, dass es aber Selbstdifferenzirung eigentlich nicht giebt, weil alle Theile in Abhängigkeit und Beziehung zu einander sich entwickeln, welcher dann reiflich prüft, in welchen Fällen er von Selbst- und von abhängiger Differenzirung sprechen soll, welche Theile des sich entwickelnden Eies er als temporäre oder permanente Selbstdifferenzirungsgebilde oder abhängige Differenzirungsgebilde, welche er als Alleinselbstdifferenzirungsgebilde und

Ander-Differenzirungsgebilde, als Differenzirungs-Haupt- und Differenzirungs-Nebengebilde wissenschaftlich bezeichnen und an welchen Merkmalen er sie mit Erfolg von einander unterscheiden soll, wird dem Verfasser der Gesammelten Abhandlungen darin Recht geben, dass er ihm beim Studium seiner Originale allerdings sehr „hartes Holz zu bohren“ zumuthet.

Dem Wunsch von Roux (Zusatz 7), welcher diesem Abschnitt wörtlich vorgedruckt ist, glauben wir nachzukommen, indem wir unsere Leser betreffs noch eingehenderer Information auf die Originale verweisen, aus denen wir nur die uns besonders interessirenden Sätze wörtlich angeführt und zum Gegenstand der Kritik gemacht haben.

## Vierte Studie. Der Cytotropismus.

Ausspruch von W. Roux: „Es ist überhaupt eine Eigenschaft der entwicklungsmechanischen Forschung, dass es meist leichter ist, eine neue Thatsache festzustellen, als ihre Bedeutung richtig zu ermitteln.“ A. f. Entw. Bd. I S. 168.

In dem Bemühen, Regulationsmechanismen zur Erklärung der atypischen Entwicklungserscheinungen aufzufinden, hat Roux eine neue Entdeckung gemacht, welche seitdem als Selbstordnung der Furchungszellen und als Cytotropismus in der Literatur ihr Wesen treibt (G. A. S. 987; A. f. E. Bd. I S. 43, 161; Bd. III S. 381). Als ich die Roux'schen Darstellungen in seinen verschiedenen Abhandlungen las, konnte ich mich des Zweifels nicht erwehren, ob die Namen Cytotropismus und Selbstordnung hier wohl am Platze seien. Unter Tropismus versteht man bekanntlich eine Lebensäusserung der Zelle (oder eines Organismus), die darin besteht, dass die Zelle sich nach einer Stelle, von welcher aus ein thermischer, chemischer etc. Reiz auf sie wirkt, activ hinbewegt, oft aus

sehr grossen Entfernungen. Mir schien eine derartige Lebensäusserung nicht vorzuliegen, vielmehr wurde ich mehr an die Aehnlichkeit mit Phänomenen erinnert, wie man sie an Fetttropfen beobachtet, die sich auf der Oberfläche einer Suppe hin und her bewegen. Hier kann man auch zwei Fetttropfen, wenn sie zufällig einander nahe kommen, sich erst mit einer kleinen Stelle berühren, sich dann gegenseitig abplatten und schliesslich auch zu einem grossen Fetttropfen verschmelzen sehen.

Schon von anderen Forschern hörte ich bei gelegentlicher Unterredung über den angeblichen Cytotropismus der Furchungszellen Zweifel äussern. Driesch hat sich bereits auch öffentlich darüber ausgesprochen (A. f. E. Bd. III S. 363). Es erscheint ihm durchaus nicht als ausgeschlossen, dass Roux an seinen Zellen „capillare Näherungserscheinungen“ beobachtet habe, welche sich auch an unorganischen Gebilden möchten demonstriren lassen. Besonders die Abhängigkeit des Eintretens der Näherung von der Grösse des Abstandes scheint ihm für seine Vermuthung zu sprechen. Driesch macht Roux „für alle Verirrungen verantwortlich, welche voraussichtlich daraus entspringen werden“, dass er das begrifflich wohl begründete Wort Tropismus oder Taxis in ganz neuem Sinne verwende (A. f. E. Bd. IV S. 78).

Was versteht Roux unter der von ihm neu entdeckten Erscheinung des Cytotropismus? Er versteht darunter eine Einwirkung benachbarter Zellen auf einander, welche zur Folge hat, dass sie sich bis zu gegenseitiger Zusammenlagerung langsam nähern. Er verbindet damit die Hypothese, dass die Zellen eine chemotaktische Substanz ausscheiden, durch welche sie sich gegenseitig beeinflussen, lässt aber die Beeinflussung in etwas anderer Weise als bei der von Pfeffer entdeckten Chemotaxis zu Stande kommen,

was nothwendig ist, weil ja beide sich anziehenden Zellen das Chemotakticum absondern. Die hierin liegende Schwierigkeit glaubt er durch die Hilfsannahme umgehen zu können, dass die unter wechselseitigem Einfluss stehenden Zellen sich, statt nach der Richtung der stärksten Zunahme nach der Richtung der geringsten Abnahme in der Concentration der chemotaktischen Substanz hinbewegen (A. f. E. Bd. I S. 182—189, 201).

Meine Zweifel an der Existenz eines derartigen Cytotropismus stützen sich auf folgende Gründe:

Dem aufmerksamen Leser der bezüglichen Abhandlungen von Roux wird es nicht entgehen, dass Roux sich selbst an verschiedenen Stellen immer wieder neu auftauchender Zweifel bezüglich der Deutung seiner Beobachtungen nicht erwehren kann (l. c. S. 167, 168). Da bei Bombinator igneus und Rana esculenta kein Cytotropismus der Furchungszellen bemerkt werden konnte, wurde in ihm unwillkürlich die Vorstellung erweckt, dass die früher bei Rana fusca beschriebenen Näherungen doch nur auf Täuschungen, d. h. auf äusseren Einwirkungen, beruht hätten, und „nur die genaue Durchsicht seiner Journale konnte ihm unter Berücksichtigung aller Momente dies Gefühl wieder bannen“ (l. c. S. 167). Roux hebt des Oefteren hervor, dass es sehr schwierig sei, zu unterscheiden, inwieweit die beobachteten Näherungen der Zellen auf ihren eigenen Leistungen beruhen oder ob sie etwa als passive Folgen äusserer Einwirkungen aufzufassen sind. Dass man auf letzterem Wege eine gruppenweise Vereinigung der durch Zerzupfen von einander getrennten Zellen einer Froschmorula erreichen kann, steht ausser Zweifel. Denn Roux selbst berichtet es uns als eine feststehende Thatsache: „Die isolirten Zellen haften auch bei bloss passiver

Berührung leicht an einander; schon mehrfache Erschütterung des Objectes oder öfteres Umrühren desselben mit den Präparirnadeln genügt, um die isolirten Zellen wieder mit einander in Verband zu bringen, so dass man danach nur noch wenige, in geringem Abstand von einander befindliche Zellen mehr vorfindet" (l. c. S. 47). Sie verhalten sich also in diesem Falle wie Fettaugen auf einer Suppe, welche zusammenhaften, wenn sie sich begegnen. Roux empfiehlt daher, bei der Anfertigung des Präparates mit den Nadeln nicht mehr Bewegungen zu machen, als zur Isolirung nöthig sind, den Objectträger vorsichtig zu verschieben und dafür zu sorgen, dass im Flüssigkeitstropfen keine Strömungen entstehen. Ob er die letzteren hat wirklich ganz vermeiden können, bezweifle ich. Denn er hat zum Theil die isolirten Zellen im offenen Flüssigkeitstropfen untersucht, bei welchem eine Verdunstung des Wassers nicht zu vermeiden ist; theils hat er den Tropfen mit einem Deckglas, das mit vier hohen Wachsfüsschen versehen war, bedeckt, wobei der Tropfen den capillaren Zwischenraum nicht ganz ausfüllte und daher wohl auch nicht als absolut ruhig zu betrachten war.

Angesichts dieser Untersuchungsbedingungen mahnt ferner zur Vorsicht bei der Beurtheilung der Ergebnisse der Umstand, dass eine Näherung zweier Zellen bis zur Verschmelzung sich überhaupt nur feststellen liess, wenn von Anfang an ihre Entfernung von einander nur eine minimale, 0,03—0,06 mm war und durchschnittlich den Zellenradius nicht überstieg (S. 64). In den einzelnen genauer beschriebenen Fällen dauerte es zehn Minuten bis mehr als eine Stunde, bis die Vereinigung eintrat, wenn sie überhaupt nicht ganz ausblieb.

Auch die Art der gegenseitigen Annäherung

scheint mir nicht dafür zu sprechen, dass die Zellen eine anziehende Wirkung auf einander ausübten. Sie bewegen sich nicht constant und gleichmässig auf einander zu, wie durch eine auf ein bestimmtes Ziel gerichtete Kraft getrieben, sondern mehr stossweise. „Nach jedem Schritt vorwärts findet gewöhnlich ein mehr oder weniger grosses Zurücksinken statt“ (l. c. S. 53). Roux nennt daher „die Bewegung eine rhythmisch-schrittweise und mit Zurücksinken verbundene“ (S. 189). Dann kam auch vor, dass die beiden Zellen, anstatt sich zu nähern, auseinander rückten, oder dass eine Zelle sich nur näherte, während die andere unbeweglich blieb, oder dass zwischen zwei Zellen mit minimalem Abstand trotz langer Dauer der Beobachtung eine Annäherung überhaupt nicht stattfand. Fälle der letzteren Art führt freilich Roux auf den Umstand zurück, dass die Zellen an der Unterlage festgeklebt waren.

Ausserordentlich bedenklich kommt mir der kleine Kunstgriff vor, welchen Roux als ein sehr wesentliches Hilfsmittel empfiehlt, um widerstrebende Zellen doch noch nachträglich zu glücklicher Vereinigung zu bringen. Der Experimentator, welcher, um alle Fehlerquellen zu vermeiden, den Objecttisch des Mikroskops unter Benutzung der Wasserwaage wagerecht eingestellt hat (S. 46) etc., sucht erst durch schwächeres, dann durch stärkeres Blasen auf den Wassertropfen Zellen, die nach seiner Vermuthung auf dem Objectträger festsitzen, wieder los zu bekommen; er hat sie auf diese Weise auch häufig noch zur Vereinigung — durch Zusammenblasen — gebracht (S. 62). Nicht minder bedenklich erscheint mir ein zweites Mittel, „säumige Zellen zur Vereinigung zu bringen“, nämlich die Erwärmung des Wassertropfens bis auf 28° C. durch eine elektrische Glühlampe, welche man dem Objectträger

nähert (S. 64); denn da durch die Annäherung einer stärkeren Wärmequelle das Wasser stärker zu verdampfen beginnt, müssen lebhaftere Strömungen im Tropfen ohne Zweifel entstehen. Der Experimentator ruft also selbst das hervor, was er durch sorgfältige Vorkehrungen an anderer Stelle als Fehlerquelle zu vermeiden warnt.

Auf Grund der eigenen Darstellung von Roux halte ich daher den Zweifel wohl berechtigt, ob nicht in vielen Fällen die stossweise erfolgende Annäherung zweier durch minimalen Abstand getrennter Zellen passiv durch Erschütterung und Strömung im Wasser herbeigeführt worden sei. Das erst nach längerer Zeit eintretende Resultat wäre so im Grund dasselbe, wie es in wenigen Minuten durch starke Erschütterung des Tropfens oder Bewegung desselben mit Nadeln herbeigeführt wird.

Indessen soll diese Erklärung, wie schon bemerkt, nicht für alle Fälle dienen. Denn wenn ich mich an die Darstellung von Roux halte, liegt noch eine zweite Möglichkeit vor, welche aber mit Cytotropismus ebenfalls nichts zu thun hat. Es verändern nämlich die Furchungszellen von Rana fusca, nach der Isolirung in einem geeigneten Medium, langsam ihre Gestalt, indem sie während längerer Zeit amöboïde Bewegungen ausführen. Hie und da senden sie kleine Höckerchen hervor („protoplasmatische und paraplasmatische Pseudopodien"). Durch solche Formveränderungen können natürlich auch stossweise und rhythmisch erfolgende Annäherungen zwischen zwei Zellen zu Stande kommen, und es kann die Distanz von 0,03—0,06 mm, zumal im Zeitraum einer vollen Stunde, allmählich so verkleinert werden, bis einmal an zwei Punkten die Zellen zusammenstossen. Solche Verbindung ist natürlich, wie die

passiv hervorgebrachte, ebenfalls eine zufällige. Wenn auch die Zellen sich dabei activ verhalten und Bewegungen ausführen, so kann man doch nicht von Cytotropismus sprechen, da das Merkmal fehlt, dass die Bewegung der einen Zelle durch die andere veranlasst ist und eine directe und nothwendige Richtung auf sie hat. Roux hat selbst auch solche Bedenken gehabt. Bei Beschreibung des Verhaltens isolirter Furchungszellen in Kochsalzlösung bemerkt er (l. c. S. 162):

„Schon sogleich nach der Isolirung sieht man, dass die meisten der in geringem Abstand befindlichen Zellen sich zur Berührung zusammenschliessen. Doch kann man dabei in Zweifel sein, ob hier directer Cytotropismus vorliegt oder etwas Anderes, da nicht, wie beim reinen Cytotropismus, die Zellen bloss gegen einander hin sich bewegen, sondern jetzt nach vielen Seiten paraplasmatische Pseudopodien aussenden, die bei nahen Zellen auch schon zufälliger Weise oft sich berühren müssen. Solche sich berührenden Pseudopodien lösten sich jedoch häufig sogleich wieder von einander, so dass also dadurch keine Verbindung der Zellen hergestellt wurde; manchmal aber blieben sie vereinigt.“ „In vielen Fällen zeigte sich, dass der dauernden Berührung der paraplasmatischen Pseudopodien rasch die Näherung auch des ganzen Zellleibes bis zur Berührung der beiderseitigen Zellrinde folgte.“ Auf der anderen Seite wurde bei stark amöboïden Furchungszellen auch beobachtet, dass sie sich dicht an einander vorbei bewegten, ohne sich zu vereinigen (l. c. S. 177).

Wenn ich jetzt alle von Roux beschriebenen Erscheinungen noch einmal Revue passiren lasse, so kann ich nichts an ihnen entdecken, was uns berechtigte, den

Furchungszellen ein neues, besonderes Vermögen, das man Cytotropismus heissen könnte, beizulegen, bin vielmehr der Meinung, dass zwei Furchungszellen mit minimalem Abstand entweder passiv wie zwei Oeltropfen durch Erschütterung und Strömung im Wasser oder unter bald rascher, bald auch sehr langsam erfolgender amöboïder Veränderung ihrer Form durch Zufall zur Berührung und Zusammenlegung gebracht werden.

Etwas Gesetzmässiges kann ich auch schon deswegen aus der ganzen Darstellung von Roux nicht herauslesen, weil das Verhalten der durch minimale Zwischenräume getrennten Furchungszellen von Rana fusca (von Rana escul. und Bombinator ganz abgesehen) ein sehr verschiedenartiges ist und überhaupt mehr den Charakter des Zufälligen an sich trägt.

Die meisten Forscher würden das Regellose in den sich darbietenden Erscheinungen sehr unbequem empfinden und darin ein Hinderniss für die Feststellung eines gesetzmässigen Verhaltens erblicken. Merkwürdiger Weise sucht Roux sogar noch diesen Umstand zu Gunsten seiner Auffassung auszubeuten und für sich einen Vortheil herauszuschlagen.

„Wenn allen Zellen des Eies," bemerkt er, „derselbe Cytotropismus zu einander zukommt, dann kann diesem Princip kein besondere Gestalten producirender Einfluss, also kein erheblicher Antheil an der individuellen Entwicklung zukommen; wenn dagegen der Cytotropismus zwischen den Zellen desselben Eies sehr verschieden ist, und wenn diese Verschiedenheiten typische sind, dann kann der ordnende und der gestaltende Einfluss des Cytotropismus an der Ontogenese ein sehr bedeutender sein" (S. 176,

193). So glaubt denn schliesslich Roux im Cytotropismus, der Ordnungswirkung entfernter Zellen auf einander, ein Mittel gefunden zu haben, durch welches die Zellen bei atypischer Entwicklung sich derartig umordnen können, „dass sie ihren bezüglichen inneren Qualitäten nach am besten zusammenpassen" und wieder ein normales Entwicklungsproduct liefern (A. f. E. Bd. III S. 453). Dieses Mittel soll sogar innerhalb eines Zellenaggregates noch eine grössere Wirksamkeit entfalten können, weil Roux des Glaubens ist, dass zwischenliegende Zellen als Träger cytotropischer Wirkungen für andere Zellen dienen können (warum?), und dass in diesem Falle der Näherungsabstand sogar um das Mehrfache grösser sein kann, als bei bloss flüssigem Medium (warum?) (A. f. E. Bd. III S. 456).

Mit dem Begriff des Cytotropismus und des Selbstordnungsvermögens der Furchungszellen hat Roux wieder eine sehr brauchbare Formel zur Hand, welche über manche Fährlichkeit hinweghilft, zumal in Verbindung mit seinen Definitionen der typischen und atypischen Entwicklung, der Selbstdifferenzirung und abhängigen Differenzirung etc. Wenn irgend eine Erscheinung, wie wir in den beiden ersten Studien sahen, mit den Roux'schen Naturgesetzen der typischen Entwicklung auch unter Berücksichtigung aller möglichen Beobachtungsfehler nicht übereinstimmen will, so gehört sie sehr einfacher Weise der atypischen Entwicklung an. Wenn dann ein atypisch sich entwickelndes Ei ein normales Endproduct liefert, so erklärt sich dies in nicht minder einfacher Weise aus den Mechanismen der Regulation.

Unter diesen Mechanismen der Regulation aber spielt neben den temporär und permanent abhängigen Differenzirungsgebilden, neben den Andersdifferenzirungsgebilden,

neben den Differenzirungshaupt- und Nebengebilden, dem Reserveidioplasson und andcren derartigen dunkeln Existenzen eine Hauptrolle der Mechanismus des Cytotropismus, „das Vermögen der Selbstordnung der Furchungszellen“ (A. f. E. Bd. III S. 462) oder „die Ordnungswirkung von einander entfernter Zellen auf einander“ (l. c. S. 456).

Man sieht: so schliesst sich Glied an Glied, so fügt sich Stein auf Stein zum Zukunftsbau zusammen. Nur leider fehlt uns noch der Glaube, wie an die meisten Roux-schen Naturgesetze überhaupt, so auch an seinen Mechanismus des Cytotropismus und an andere Formeln, wie Reserveidioplasson, typische nnd atypische Entwicklung etc. Wir glauben in den Roux'schen Abhandlungen häufig zu bemerken, wie der Experimentator seine vorgefassten Meinungen, seine Empfindungen und seine Wünsche in die Gegenstände seiner Experimente hineinträgt und ihnen Eigenschaften beilegt, die wir, von Natur etwas nüchterner angelegt, an ihnen nicht entdecken können. Wenn Roux zum Beispiel, die Näherungsbewegungen von Zellenpaaren, die nur durch 0,03 mm Abstand getrennt sind, längere Zeit vergeblich verfolgend, manche Furchungszellen „unruhig werden lässt“ (G. A. S. 992) oder ihnen Unruhe zuschreibt (A. f. E. Bd. I S. 187), weil sie durch angebliche Fixation an der Unterlage in ihrem Bemühen zusammenzukommen verhindert wurden, und wenn er sie dann nach Ueberwältigung des Hindernisses sich um so ungestümer vereinigen lässt, so können wir uns einiger Zweifel hinsichtlich der Richtigkeit solcher Interpretationen nicht erwehren. Wir meinen, der Experimentator rechnet hier wie in anderen Fällen Lageveränderungen, welche im Wassertropfen vertheilte Furchungszellen des Froscheies durch das Zusammen-

treffen irgend welcher zufälliger Umstände passiv erfahren, ihnen als ihr eigenes Verdienst an, als ein Streben, sich zu nähern, wenn der Abstand zwischen zwei Zellen sich verringert, als ein Sich-Fliehen, wenn das Gegentheil eintritt, als eine gegenseitige Indifferenz, wenn sich ihre Lage nicht verändert, als das Erwachen einer Neigung, wenn nach längerer Ruhe nachträglich noch eine Annäherung eintritt; er schiebt ihnen ein einseitiges und ein gegenseitiges Begehren zu, je nachdem nur eine Zelle oder beide sich auf einander zu bewegen, und das ganze, den Stempel des Regellosen und Zufälligen an sich tragende Geschehen nennt er Selbstordnen der Zellen nach ihren inneren Qualitäten.

So scheint sich mir, wie schon in anderen Fällen, so auch in diesem Fall, die Wahrheit des der vierten Studie vorgedruckten Ausspruchs von Roux zu bestätigen: „Es ist überhaupt eine Eigenschaft der entwicklungsmechanischen Forschung, dass es meist leichter ist, eine neue Thatsache festzustellen, als ihre Bedeutung richtig zu ermitteln.“

## Schlussbetrachtungen.

### Das Ei als Zelle und als Anlage eines vielzelligen Organismus.

Im Anschluss an die Kritik der entwicklungsmechanischen Naturgesetze von Roux soll es unsere Aufgabe noch sein, im Zusammenhang darzustellen, wie sich die Erscheinungen, welche Roux zum Gegenstand seiner experimentellen Studien gemacht hat, vom Standpunkte des die Thatsachen vergleichenden Embryologen und descriptiven Forschers erklären lassen (Zusatz 8). Zwar ist eine Erklärung von mir

schon zum Theil in früheren Arbeiten (19, 20, 25, 27) gegeben worden, trotzdem möchte eine zusammenfassende Darstellung auch hier noch einmal am Platze sein, einmal, weil hie und da noch andere Auffassungen bestehen, zweitens, weil ich hoffe, dass beim öfteren Durchdenken des vorliegenden Problems sich dieses und jenes Verhältniss besser, als es früher geschehen ist, wird klar legen lassen. —

Das unentwickelte Ei ist eine Zelle und hat als solche keine andere Organisation als diejenige einer Zelle. Es hat daher auch auf den Bau des aus ihm entstehenden Geschöpfes keinen anderen Bezug, als dass es Zelleneigenschaften besitzt, welche für eine bestimmte Species und für ein bestimmtes Individuum derselben specifisch sind. Das Ei ist in dieser Beziehung von der männlichen Fortpflanzungszelle oder dem Samenfaden nicht verschieden, in welchem die Charaktere der Species und die Besonderheiten des Individuums als Zelleneigenschaften ebenso gut enthalten sind, als im Ei. Die Thatsache, dass die beiden Geschlechtszellen zu den Merkmalen des neu entstehenden Geschöpfes gleich viel beitragen, und dass sie in ihren Zelleneigenschaften keinen directen, sondern nur einen durch den Entwicklungsprocess vermittelten Bezug auf die Organisation des späteren Geschöpfes besitzen, dessen Organe und Eigenschaften ja aus dem Zusammenwirken vieler Zellen ihren Ursprung nehmen, nannte ich mit Pflüger die Isotropie des Protoplasma. Durch diese einfachen Schlussfolgerungen, welche sich mir aus den Thatsachen der Entwicklungslehre unmittelbar zu ergeben scheinen, halte ich alle Präformationstheorien für widerlegt, welche bestimmte Substanztheile des Eies als Anlagen für später hervortretende

Organe des Embryo in Anspruch nehmen wollen (Theorie der organbildenden Keimbezirke).

In einem Punkte allerdings unterscheidet sich meist das Ei von anderen Zellen, nämlich durch die ganz ausserordentliche Grösse, welche es durch eine gewaltige Ansammlung entwicklungsfähiger Substanz erfährt. Die hierauf beruhende Eigenthümlichkeit der Eizelle ist es denn wohl auch hauptsächlich gewesen, welche viele Forscher veranlasst hat und noch immer veranlasst, in dem Ei etwas mehr als eine einfache Zelle zu sehen und es noch mit einer besonderen, gewissermaassen höheren Organisation auszustatten. Ein solches Streben, welches schliesslich immer in die Bahn der Präformationstheorien überleitet, macht sich auch wieder in einem jüngst erschienenen, interessanten und lesenswerthen Aufsatz von Whitman (59) geltend, so besonders in den Sätzen: „Im Ei ist schon vor aller Zellenbildung eine bestimmte Organisation vorhanden" oder: „die Organisation des Eies wird durch alle Wandlungen des Entwicklungsprocesses hindurch als eine ungetheilte Individualität übertragen." Daher wollen wir auch solchen Aeusserungen gegenüber betonen, dass durch die beträchtliche Stoffansammlung der Charakter des Eies als einfacher Zelle nicht im Geringsten geändert wird. Denn Massenzunahme eines Protoplasmakörpers bedingt an sich noch keine höhere Stufe der Organisation. Das mit unbewaffnetem Auge kaum sichtbare kleine Ei des Säugethieres hat als Anlagesubstanz denselben Werth wie das gewaltige Straussenei. Trotz seines colossalen Wachsthums bleibt letzteres doch nur eine Zelle, und wenn es in dieser Art auch noch weiter fortwüchse, bis es an Volumen dem Thiere gleichkäme, zu dem es werden soll, es wäre damit seinem Ziel, den Körper

eines Straussen zu bilden, auch nicht um eines Haares Breite näher gerückt. Das Wachsthum des Eies durch Substanzaufnahme ersetzt nicht, was nur durch den Entwicklungsprocess, welcher auf Zellvermehrung und Zelldifferenzirung beruht, geleistet werden kann. Die Individualität des Eies als Zelle muss sich in viele Zellenindividualitäten umwandeln, wenn das Ziel der Entwicklung erreicht werden soll.

Auch die nach der Befruchtung des Eies beginnende Zellenbildung kann man, wenn man will, und wie ich in einem Aufsatz: „Ueber die Tragweite der Zellentheorie“ (27) auszuführen versucht habe, eine Art des Wachsthums der organischen Substanz nennen; allerdings ist es, verglichen mit der Massenzunahme der Eizelle vor der Befruchtung, eine ganz besondere und viel complicirtere Art des Wachsthums, eine Art, welche sogar das Eigenthümliche zeigt, dass der wachsende Organismus in vielen Fällen an Masse und Gewicht nicht zuzunehmen braucht. Das eben befruchtete Hühnerei zum Beispiel hat ungefähr das gleiche Gewicht wie ein Ei am sechsten Tage der Bebrütung, an welchem bereits alle wesentlichen Organe des Körpers eines Hühnchens zwar klein, aber deutlich sichtbar angelegt sind.

Ein Wachsthum ohne Gewichts- und Grössenzunahme mag auf den ersten Blick als Widerspruch erscheinen. Der Widerspruch wird sich aber sofort lösen, wenn man in Betracht zieht, dass der Zellenleib sich aus vielen verschiedenartigen kleinen Stoffeinheiten aufbaut, von denen manche, wie insbesondere die Kernsubstanzen, das Vermögen haben, selbstthätig zu wachsen und sich durch Theilung zu vervielfältigen. Wenn daher das Ei auch als Ganzes nicht wächst, so können doch verschiedene Stofftheilchen in ihm auf

Kosten anderer wachsen und sich vermehren. Eine derartige complicirte chemische Arbeit vollzieht sich nun in der That in dem sich entwickelnden Ei. Denn nach der Befruchtung beginnt nur der Kern der Eizelle zu wachsen und sich durch indirecte Theilung in zwei Tochterkerne zu vermehren, welche sich gewöhnlich in die sie umgebende Eisubstanz zu gleichen Mengen theilen. Die Tochterkerne wachsen von Neuem und zerfallen wieder in zwei gleiche Hälften; und so geht der Process nach einem gewissen Rhythmus unausgesetzt fort, so dass die Kernsubstanz auf Kosten der anderen Eistoffe und unter Mitwirkung des atmosphärischen Sauerstoffs an Masse ausserordentlich zunimmt und sich in Form von Bläschen durch den Eiraum nach bestimmten Regeln vertheilt.

Mag nun während des Ablaufs der Kerntheilung gleichzeitig auch der Dotter um die einzelnen Kerne in kleinere Stücke zerlegt werden, wie es gewöhnlich der Fall ist, oder mag die Zerlegung, wie im Anfang der Entwicklung der Insecteneier, unterbleiben, in dem einen wie in dem andern Falle bezeichnet man den ganzen Wachsthumsvorgang als Zellenbildung. *Im Unterschied zu dem auf blosser Massenzunahme beruhenden oder dem quantitativen Wachsthum der Eizelle vor der Befruchtung kann man das in Zellenbildung sich äussernde Wachsthum nach der Befruchtung, in welchem eine Massenzunahme und Vertheilung der Kernsubstanz auf Kosten des aufgespeicherten Dottermaterials vor sich geht, als formatives oder organisatorisches oder qualitatives bezeichnen; denn es verändert Schritt für Schritt Charakter, Organisation und Qualität des Eies, indem bestimmte Stofftheilchen auf Kosten der*

*anderen sich vermehren und dabei ganz gesetzmässige Gestalt- und Lageveränderungen der ganzen Stoffmasse zur nothwendigen Folge haben.*

Durch das Wachsthum der Eizelle durch Stoffaufnahme vor der Befruchtung (Nahrungsdotter) ist das formative oder organisatorische Wachsthum derart vorbereitet worden, dass es nach der Befruchtung sofort in beschleunigtem Tempo ablaufen kann, weil es an dem zur Stoffmetamorphose geeigneten Material zur Kern- und Zellenbildung nicht fehlt.

Hiervon abgesehen ist der Umstand, dass die Eizelle das Bildungsmaterial für unzählige Zellengenerationen im Voraus in sich aufgespeichert hat, noch die Ursache für viele eigenthümliche Erscheinungen in den ersten Zeiten des Entwicklungsprocesses, um deren richtige Beurtheilung es sich vornehmlich bei den Streitfragen, die uns hier beschäftigen, handelt. Denn ihre falsche Deutung hat zum Princip der organbildenden Keimbezirke, zur Mosaiktheorie und zu verschiedenen entwicklungsmechanischen Gesetzen von *Roux* die Veranlassung gegeben.

Somit erwächst für uns die Aufgabe, jetzt noch genauer auseinander zu setzen, welche Erscheinungen die gewaltige Ansammlung von Dottermaterial in dem Entwicklungsprocess zur Folge hat.

Hier ist zuerst hervorzuheben, *dass schon die Eizelle während ihrer Reifung durch die Ansammlung von Dottermaterial eine besondere Art von Organisation* erhält, welche in den einzelnen Thierclassen nicht unwichtige Verschiedenheiten darbietet. Das sich ansammelnde Dottermaterial setzt sich nämlich aus verschiedenartigen Substanzen von ungleichem specifischem Gewicht und von sehr verschiedenem Werth für

die Lebensprocesse, aus Protoplasma und aus Dottereinschlüssen etc., zusammen. Diese werden ihrer Schwere nach im Eiraum ungleich vertheilt. Hierdurch erhalten in manchen Thierklassen die Eier eine Organisation, welche man als polare Differenzirung bezeichnet hat. In ihrer einen Hälfte haben sich die schwereren Dottereinschlüsse, in der andern das leichtere Protoplasma angesammelt. Da in Folge dessen ihr Schwerpunkt excentrisch zu liegen kommt, müssen die Eier, sofern nicht andere Momente der Schwerkraft entgegenwirken, eine feste Ruhelage im Raume einzunehmen suchen.

Ausser der polaren Differenzirung *scheint sich bei manchen Eizellen zugleich noch eine bilateral-symmetrische Organisation auszubilden, indem die Substanzen von ungleicher Schwere und verschiedenem physiologischem Werth sich zu beiden Seiten einer Symmetrieebene gleichmässig vertheilen.* Da die Symmetrieebene sich stets der Schwere nach senkrecht einstellen wird, kommt ihr auch noch die Bedeutung einer *Gleichgewichtsebene* zu.

Eine bilateral-symmetrische Organisation scheinen die Eier der Amphibien zu besitzen, was sich namentlich am Ei von Rana esculenta erkennen lässt, wenn es sich nach der Befruchtung so einstellt, dass an einer Seite der unpigmentirte Dotter in Form eines Halbmondes zu sehen ist. Ob das Ei der Amphibien schon vor der Befruchtung oder erst nach ihr eine bilateral-symmetrische Organisation, eine Symmetrie- und Gleichgewichtsebene hat, ist nicht so leicht zu entscheiden. Bekanntlich findet zwar eine Einstellung des Froscheies der Schwere nach erst einige Zeit nach der Befruchtung statt, doch wäre es verfehlt, hieraus zu

schliessen, dass erst jetzt durch die Befruchtung eine Sonderung in eine leichtere und eine schwerere Hälfte herbeigeführt worden sei. Vielmehr spricht Manches dafür, dass schon vorher, wenn auch vielleicht weniger scharf durchgeführt, eine Sonderung bestanden hat, und dass nur die Einstellung der Schwere nach behindert ist. Denn es liegt zuerst die Dotterkugel mit ihrer Oberfläche dicht der Dotterhaut an, welche ihrerseits wieder mit der Gallerte fest zusammenhängt. Erst nach der Befruchtung kann sich die Dotterkugel innerhalb der Eimembran frei beweglich drehen, weil in Folge des Eindringens eines Samenfadens das Protoplasma sich contrahirt, sich von der Membran zurückzieht und von ihr durch einen immer grösseren Zwischenraum getrennt wird, welcher sich mit ausgepresster perivitelliner Flüssigkeit anfüllt.

Wie Eier mit bilateraler Symmetrie, giebt es vielleicht auch Eier, in welchen Protoplasma und Dotter nach einem radiären Typus vertheilt sind, oder in welchen ein solcher sich nach den ersten Furchungen ausbildet. Vielleicht gehören die Eier der Ktenophoren hierher (Zusatz 9).

Bei der Ansammlung von Dottermaterial gewinnen ausserdem die Eier je nach den Thierarten eine kugelige oder eine ovoïde oder eine tonnenförmige oder eine cylindrische Gestalt.

Die in der Form des Eies und in der Differenzirung seines Inhalts gegebenen Verhältnisse üben auf eine ganze Reihe von Entwicklungsprocessen, am meisten aber auf die ersten Stadien, einen sehr eingreifenden, gewissermaassen richtenden Einfluss aus, welcher schon von Haeckel (15) in seiner Gastraeatheorie bei der Erklärung der verschiedenen Formen der Keimblase und

Gastrula in ausgezeichneter Weise verwerthet, seitdem von vielen Forschern als Ursache für diese und jene Erscheinung erkannt, aber in seiner sehr verschiedenartigen und grossen Tragweite doch nur zum Theil genügend gewürdigt worden ist.

Erstens bestimmen Form und Differenzirung der Eizelle die mit einem hohen Grade von Gesetzmässigkeit auftretenden Richtungen ihrer ersten Theilebenen. Es kommen hierbei die auf S. 72 u. 102 auseinandergesetzten Regeln zur Geltung, welche ich schon im Jahre 1884 formulirt habe (Zusatz 10).

Zweitens üben die Form und Differenzirung der Eizelle einen Einfluss auf die Grösse und Beschaffenheit der sich entwickelnden Embryonalzellen aus. Denn bei dem formativen Wachsthum, wie ich oben den unter Zellenbildung einhergehenden Entwicklungsprocess des Eies genannt habe, sind die einzigen Stofftheilchen, welche eine Zunahme und zugleich eine Verlagerung im Eiraum erfahren, die Kernsubstanzen. Sie ändern die Lage, weil nach jeder Theilung die Tochterkerne in entgegengesetzter Richtung auseinander rücken, als ob sie sich wie die gleichnamigen Pole zweier Magnete gegenseitig abstiessen. Hiervon abgesehen wird durch die Zerlegung der grossen Eizelle in immer kleiner werdende Tochterzellen die von vornherein gegebene räumliche Vertheilung der Stofftheile von verschiedener Schwere und von verschiedenem Werth im Ganzen wenig geändert. Daher sind bei polar differenzirten Eiern die nach unten gelagerten Zellen auch auf späteren Entwicklungsstadien reicher an Dottermaterial, die nach oben gelegenen dagegen reicher an Protoplasma. Ferner hängt mit der Verschiedenheit ihres Inhaltes stets auch noch ein Unterschied in ihrer

Grösse zusammen. Denn wie ich gleichfalls schon im Jahre 1884 nachgewiesen habe, bewegt sich der Kern stets nach den protoplasmareichen Abschnitten der Zellen hin; er sucht, indem Protoplasma und Kern ja in den mannigfachsten Wechselwirkungen stehen, wie ich mich ausdrückte, stets die Mitte seiner Wirkungssphäre einzunehmen. Daher rückt nach der Befruchtung der Kern im polar differenzirten Ei nach dem animalen Pole hin und kommt excentrisch zu liegen; in Folge dessen werden beim Amphibienei durch die dritte Theilung Zellen von sehr ungleicher Grösse, vier kleine animale und vier grosse vegetative Zellen, gebildet. Ausserdem wird die Ungleichheit der Zellen noch weiter dadurch gesteigert, dass nach der von Balfour aufgestellten Regel protoplasmareiche Zellen sich rascher theilen, als protoplasmaärmere. I n F o l g e b e i d e r M o m e n t e m ü s s e n s i c h i m E i v e r s c h i e d e n e B e z i r k e u n g l e i c h g r o s s e r u n d m i t v e r s c h i e d e n e r G e s c h w i n d i g k e i t s i c h v e r m e h r e n d e r Z e l l e n a u s b i l d e n, B e z i r k e, w e l c h e s c h o n v o r d e r T h e i l u n g g e w i s s e r m a a s s e n d e r A n l a g e n a c h i n d e r d a r g e s t e l l t e n O r g a n i s a t i o n d e r E i z e l l e a n g e d e u t e t s i n d. Nur werden die Ungleichheiten, die Anfangs zum Theil kaum wahrnehmbar sind, im Laufe der Entwicklung immer schärfer ausgeprägt.

Drittens beeinflussen Form und Differenzirung der Eizelle den Ort, an welchem innerhalb der Substanzmasse spätere Entwicklungsprocesse ihren Ausgang nehmen, und die Richtung, in welcher sie sich selbst vollziehen. So wird am meroblastischen Ei der Fische, Reptilien und Vögel der embryonale Entwicklungsprocess auf eine kleine Stelle des gewaltigen Eies, auf die Keimscheibe, beschränkt; von ihrem Rand geht die Gastrulaeinstülpung aus. Ebenso voll-

zieht sich die Urmundbildung am Ei der Amphibien stets an der Uebergangsstelle der animalen in die vegetative Hälfte der Keimblase innerhalb der sogenannten Randzone. Ja, es lassen sich sogar, wie es scheint, noch genauere Localisationen vornehmen, indem der Bereich, wo die kleinsten und am raschesten sich theilenden Embryonalzellen liegen, zum Ort der Gastrulaeinstülpung wird. Ist dieser aber einmal gegeben, so ist über die Lage und Richtung, in welcher sich eine Reihe anderer Organdifferenzirungen vollziehen müssen, entschieden, so über den Ort, an welchem sich die vordere Hirnplatte und das vordere Chordaende anlegen müssen; es ist gewissermaassen ein fester Krystallisationsmittelpunkt für die thierische Formbildung gegeben. Von beiden Enden der Rinne aus setzt sich der Einstülpungsprocess continuirlich fort und zieht einen Zellenbezirk nach dem andern in die von einer kleinen Stelle aus eingeleitete Substanzbewegung mit allen ihren weiteren Folgen mit hinein. Von hier aus verlängert sich die vor der ersten Urmundrinne differenzirte Medullarplatte und die Chordaanlage continuirlich nach hinten, setzt sich Ursegment an Ursegment in continuirlicher Folge an. Auch hierbei hängt es natürlich immer noch von den Umständen ab, in welcher Weise das an den Ort vorgeschrittener Differenzirung angrenzende Zellenmaterial in den Entwicklungsprocess hineingezogen und an das bereits weiter Differenzirte angegliedert oder gleichsam ankrystallisirt wird.

Als Beispiele für derartige Localisationen erwähne ich das Hühner- und das Froschei. An der Keimscheibe des Hühnereies zeigen schon während des Furchungsprocesses vordere und hintere Hälfte unterscheidende Merkmale. Denn vorn verläuft die Furchung an der Keimscheibe etwas langsamer als hinten. Dort findet man grössere, hier kleinere

und zahlreichere Embryonalzellen (Oellacher, Koelliker, Duval). Am kleinzelligen Rand entsteht später die Sichelrinne, auf dem vor ihr gelegenen Feld die Medullarplatte.

In ähnlicher Weise gibt Oscar Schultze (53, S. 293) für das Froschei an, dass auf dem Morulastadium zwei gegenüber liegende Bezirke in der Randzone sich finden, ein Bezirk mit den kleinsten und ein Bezirk mit erheblich grösseren Embryonalzellen. Innerhalb des ersteren beginnt sich später der Urmund anzulegen.

Wenn man, durch äussere Momente geleitet, die Stelle erkennen kann, an welcher am Ei des Hühnchens oder des Frosches vor Beginn der Furchung das Protoplasma in stärkster Concentration angesammelt ist, so kann man auch annähernd voraussagen, in welcher Gegend sich später die erste Urmundeinstülpung zeigen wird. Denn an dieser Stelle werden beim Furchungsprocess später die kleinsten Zellen entstehen, und wird weiterhin die Wand der Keimblase die zur Einfaltung geeigneteste Beschaffenheit annehmen. Daher ist auch die Möglichkeit gegeben, dass man am Froschei durch äussere Eingriffe den Ort der Urmundbildung beeinflussen kann. Wenn man ein Froschei zwischen zwei horizontalen Glasplatten ein wenig comprimirt und diese dann schräg geneigt aufstellt, so kommt die Uebergangsstelle der pigmentirten in die unpigmentirte Hälfte oder die Randzone an einer Seite höher als an der anderen zu liegen, und zwar entsprechend dem nach oben gekehrten Rand der Glasplatten. In Folge dessen sehen wir hier den Urmund an der höchsten Stelle des hellen Feldes sich bilden. Dasselbe wird durch einfache Zwangslage der Eier in der von Pflüger ausgeführten Weise erreicht, wie zuerst von Roux nachgewiesen worden ist. Der nach oben gekehrte Theil der Randzone ist eben protoplasma-

reicher und wird sich daher rascher und in kleinere Zellen abfurchen, als ihr tiefer gelegener und daher dotterreicherer Theil.

Wie den Ort, so nannte ich auch die Richtung, in welcher sich die Entwicklungsprocesse vollzichen, als abhängig in gewissem Grade von der Form der Eizelle und der Differenzirung ihres Inhaltes. Denn durch die Zerlegung des Eikörpers in immer zahlreichere Zellen wird am Anfang der Entwicklung weder die Form des Eies noch die ursprünglich gegebene, ungleiche Vertheilung seiner verschiedenen Substanzen in nennenswerther Weise verändert, wie schon auf S. 178 auseinandergesetzt wurde. Daher müssen das ungefurchte Ei und die aus ihm hervorgehende Keimblase in beiden Beziehungen Uebereinstimmungen aufweisen. **Die in der sich entwickelnden Stoffmasse enthaltenen Richtungen und Unterschiede gehen einfach von dem einen auf das nächste Stadium über.** Ein ovales Ei liefert eine ovale Keimblase; ein kugeliges, polar differenzirtes und eventuell bilateral symmetrisches Ei geht in eine Keimblase mit denselben Eigenschaften über. Ungefurchtes Ei und Keimblase müssen daher annähernd auch dieselbe Symmetrie- und Gleichgewichtsebene besitzen, da es für dieses Verhältniss gleichgültig ist, ob die durch ihre Schwere unterschiedenen Substanzen den Raum einer einzigen grossen Zelle erfüllen oder auf den Inhalt vieler, denselben Raum einnehmender Zellen vertheilt sind.

Die Form der Keimblase und die ihr vom Ei überkommene ungleiche Massenvertheilung ihrer Substanzen muss naturgemäss auch wieder auf die nächst anschliessenden Entwicklungsstadien von Einfluss sein, auf die Gastrula und auf die aus dieser sich entwickelnde Embryonalform, an

welcher die ersten charakteristischen Organe des Wirbelthierembryo, Chorda und Nervenrohr, zum Vorschein kommen. Es kann daher nicht Wunder nehmen, wenn auch diese sich in einem gewissen Grade *gemäss der ersten Organisation der Eizelle im Eiraum annähernd orientirt zeigen, und wenn die Symmetrie- und Gleichgewichtsebenen der ungetheilten Eizelle und der Keimblase annähernd auch zur Symmetrieebene der Gastrula und des Embryo mit den sichtbar werdenden Rückenwülsten wird.*

Am deutlichsten treten solche Beziehungen an Eiern hervor, bei denen eine Axe an Länge überwiegt. Bei den längsgestreckten Insecteneiern fällt die Längsrichtung des Embryo stets mit der langen Eiaxe zusammen, ebenso am ovalen Ei von Ascaris nigrovenosa und am ovalen Ei der Tritonarten. Da letzteres zugleich polar differenzirt ist, und die Längsaxe nicht mit der Verticalaxe zusammenfällt, so besitzt es schon von Anfang an alle drei Hauptaxen, welche im Ganzen auch mit den drei Axen des Embryo in ihrer Lage später übereinstimmen. Unter diesen Bedingungen entwickelt sich bei Triton die Längsaxe der Gastrula und weiterhin des Embryo in der Richtung der längsten Axe des Eies. Mit einem Wort: *Mit der Anfangs gegebenen Massenvertheilung der unentwickelten Substanz stimmt auch die Massenvertheilung der weiter entwickelten Substanz überein.* Ein solches Zusammenfallen wird a priori als das natürlichste und einfachste erscheinen. Denn sollte der spätere Längsdurchmesser des Embryo in die Richtung des Anfangs kürzesten Eidurchmessers zu liegen kommen, so müsste während der Entwicklung die ganze Eisubstanz

umgelagert werden, was jedenfalls ein wenig zweckentsprechender Vorgang sein würde.

Bei manchen Thierarten kann man auf diese Weise vor der ersten Theilung, wie von verschiedenen Forschern beobachtet worden ist, dem Ei ansehen, wie später der Embryo in ihm orientirt sein wird; man richtet sich hierbei nach der Form des Eies, nach kleinen, äusserlich sichtbaren Unterschieden in der Substanzvertheilung, in der Pigmentirung und nach anderen derartigen Merkmalen.

In diesem Sinne bezeichnete ich in einer Abhandlung, in der ich auf die oben besprochenen Beziehungen aufmerksam gemacht habe (25), das eben befruchtete Ei gewissermaassen als eine Form, welcher sich der werdende Embryo, besonders auf den Anfangsstadien der Entwicklung, in vielfacher Beziehung anpassen muss; oder an einer anderen Stelle: Die in der Form des Eies und in der Differenzirung seines Inhaltes gegebenen Verhältnisse üben auf eine ganze Reihe von Entwicklungsprocessen, am meisten aber auf die ersten Stadien, einen sehr eingreifenden, gewissermaassen richtenden Einfluss aus.

Nach der Darlegung meiner Ansichten über die ursächlichen Beziehungen zwischen erster Organisation der Eizelle und einer langen Reihe von Entwicklungsprocessen muss ich noch Stellung nehmen zu einigen Missverständnissen, die bei der etwas verwickelten Streitfrage entstehen können.

Man könnte mir einmal einwerfen, dass in manchen meiner Sätze das His'sche „Princip der organbildenden Keimbezirke" und der „Mosaiktheorie von Roux" zugegeben sei, oder dass wenigstens ein erheblicher Unterschied zwischen den verschiedenen Auffassungsweisen überhaupt

nicht bestünde. So bemerkt Oscar Schultze (53, S. 289): „Ein Jeder, der die Ableitungen von His im Original durchliest und den Standpunkt desselben Gelehrten zur Evolutionstheorie berücksichtigt, muss die Ueberzeugung gewinnen, dass His genau denselben Gedanken ausgedrückt hat, den O. Hertwig, welcher sich gegen die His'sche Auffassung wenden su müssen glaubt, mit den Worten niederschrieb: »In Folge der Continuität der Entwicklung muss ja natürlicher Weise jede ältere Zellengruppe sich auf eine vorausgegangene jüngere Gruppe und so schliesslich bestimmte Körpertheile auf bestimmte Furchungszellen zurückführen lassen«." Ebenso, meint Schultze, widerstritten die von Driesch, mir und Anderen ermittelten Thatsachen nicht der Mosaiktheorie von Roux oder seiner Lehre von der „Specification der Furchungszellen", weil beide nur für die normale Entwicklung Geltung besitzen sollen. Schultze schliesst seine Erörterung mit folgenden Sätzen, welche die wissenschaftlichen Fragen, um die gestritten wird, verwischen: „Dass für die normalen, d. h. die immer in derselben Weise in natura wiederkehrenden äusseren Bedingungen die Specification der Furchungszellen bez. das His'sche Princip der organbildenden Keimbezirke derart vollkommen zu Recht besteht, dass aus bestimmten Zellen oder Zellgruppen immer dasselbe Organ des Embryo hervorgehen muss, wird Niemand bezweifeln, und insofern muss der evolutionistischen Auffassung ihre Berechtigung zuerkannt werden. Werden aber die äusseren Bedingungen durch das Eingreifen des Experimentators derart abgeändert, dass die Furchungszellen durch äussere Eingriffe aus ihrer normalen Lagebeziehung gebracht und gleichsam durch einander geworfen werden, so ändert dies nichts bezüglich des Resultates, ebenso wenig als das Durcheinanderrühren

der Mutterlauge vor beginnender Krystallisation auf die zu erzielende Form der Krystallindividuen von Einfluss ist, oder als es von Bedeutung erscheint, ob die für den Bau eines Hauses bestimmten, haufenweise beisammen lagernden Steine an diesen oder jenen Platz in dem Hause zu liegen kommen.“

Nach diesen Sätzen könnte man glauben, dass alle die zahlreichen Forscher, welche sich an den Streitfragen der letzten sechs Jahre so lebhaft betheiligt und zu dem Zwecke die verschiedenartigsten Experimente ersonnen haben, sich schliesslich um Nichts gestritten und mit einander eine Comödie der Irrungen aufgeführt haben. In Wahrheit aber handelt es sich doch um zwei verschiedene Auffassungen vom Wesen der ersten Entwicklungsprocesse, die nicht neben einander gleichzeitig zu Recht bestehen können. Es handelt sich um ein Entweder — oder. Obwohl Vergleiche etwas Missliches haben, so will ich mich doch des von Schultze gewählten Bildes von den Bausteinen bedienen, um den Unterschied der beiden Auffassungen dadurch in wenigen Worten zu veranschaulichen.

Für uns sind am Anfang der Entwicklung die im Ei unterscheidbaren Theile einfache Bausteine, die sich je nach den Umständen, unter denen der Entwicklungsprocess abläuft, in verschiedener Weise zum Aufbau der Organe des sich entwickelnden Individuums verwenden lassen; sie sind nicht von vornherein für eine besondere Verwendung ausschliesslich specificirt und daher nicht ihrer Natur nach wesentlich von einander verschieden. His dagegen, wenn er in der Keimscheibe neben einander angeordnete Substanzanlagen für besondere spätere Organe annimmt, oder Roux, indem er seine Mosaiktheorie und seine Lehre von der Specification der Furchungszellen auf-

stellt, macht unsere einfachen Bausteine zu Façonsteinen, die dann natürlich nur so, wie sie mit ihren Theilen und Proportionen für einander gearbeitet, also specificirt sind, sich zu einem geordneten Bau zusammenfügen lassen, zu einer beliebigen Verwendung aber nicht mehr geeignet sind. Beide Ansichten vertragen sich wohl nicht mit einander, wie Schultze den Anschein zu erwecken sucht. Das Bild einer Krystallbildung aus einer Mutterlauge trifft vollends auf die Auffassung von His und Roux nicht zu.

Roux selbst ist sich auch der durchgreifenden Unterschiede der beiden mit einander streitenden Auffassungsweisen und ihrer Consequenzen klar bewusst (G. A. S. 20 und 850), wie aus der folgenden Erörterung in seinem Aufsatz „Mosaikarbeit und neuere Entwicklungshypothesen" hervorgeht:

Daraus (nämlich aus Experimenten von Pflüger, Roux, Hertwig) folgt mit Sicherheit, dass die Theile des Dotters bestimmten Organen des Embryo nicht der Art entsprechen, dass mit dem Verlust dieser Dottertheile auch bestimmte spätere Organe fehlen, und dass mit der abnormen Anordnung derselben auch spätere Organe entsprechend abnorm gelagert würden.

Ein gewisses hohes Maass von Isotropie des Eidotters ist also erwiesen und damit die Zurückverfolgung des Principes der organbildenden Keimbezirke auf das ungetheilte Ei in dem Sinne, dass jeder Theil des Dotters bestimmte Wachsthumsgrösse besitze und einem bestimmten Organ entspreche, als nicht zutreffend erkannt. (Um gerecht zu urtheilen, müssen wir uns aber erinnern, dass His den bezüglichen Ausspruch bereits im Jahre 1874 gethan hat, also zu einer Zeit, wo die fundamentalen Untersuchungen, die uns von der überwiegenden gestaltenden Bedeutung des Kernes über die des Protoplasmas belehrt haben, noch nicht vorlagen.) Immerhin aber wäre es möglich, bei der normalen Entwicklung, die ein typisch festgeordnetes System von Vorgängen darstellt, die Organe auf bestimmte Dottertheile des noch ungetheilten, aber schon befruchteten Eies zu projiciren; es hätte aber, wie ich oben dargethan

habe, das Ergebniss dieser grossen Mühe keinen besonderen Werth.

Aber für das getheilte Ei, für die Keimscheibe resp. für die Morula und Blastula hätte diese Projicirung einen grösseren Werth, selbst in dem Falle, dass die den einzelnen Organen entsprechenden Bezirke nicht auch die wesentlichen besonderen Kräfte zu ihrer Differenzirung enthalten; es wäre damit, wenn auch keinem causalen, so doch einem topographischen Interesse gedient. Wir haben aber gesehen, dass das durch die Furchung geschiedene Material jeder der ersten und daher wohl auch noch, wenn auch vielleicht in beschränkterem Maasse, späterer Furchungszellen selbstdifferenzirungsfähig ist; so dass also durch dies Princip nicht bloss feste, d. h. bei der normalen Entwicklung unveränderliche topographische Beziehungen, sondern auch directe causale Beziehungen bezeichnet werden.

Das Princip der organbildenden Keimbezirke beginnt somit erst mit der Furchung eine feste Bedeutung zu erhalten, und diese seine causale und topographische Bedeutung wird mit dem Fortschreiten der Furchung eine immer speciellere, denn durch dieselbe werden verschiedenwerthige, der directen Entwicklung dienende Idioplassonten mehr und mehr von einander geschieden und in typischer Anordnung localisirt.

O. Hertwig jedoch folgert allgemein die Unrichtigkeit des Principes der organbildenden Keimbezirke, auch für das getheilte Ei.

Also die Differenzpunkte bestehen, trotz des Versuchs von Schultze, sie zu verwischen. Wie Roux selbst mit mir und Pflüger das Princip der organbildenden Keimbezirke von His für das ungefurchte Ei als nicht zutreffend anerkennt, so müssen wir aus ähnlichen Gründen und mit demselben Recht auch die von Roux veränderte Auflage dieses Princips, die Mosaiktheorie und die Specification der Furchungszellen, verwerfen. Denn die verchiedenartigsten Experimente zahlreicher Forscher (7, 17, 38, 60, 63) haben gelehrt, dass durch den Process der Kerntheilung die einzelnen Zellen nicht mit Stoffen von verschiedener Qualität ausgestattet werden.

Wie die Ungleichheiten, die man an der unbefruchteten Eizelle in der Vertheilung von Protoplasma und Dotter beobachten kann, so haben auch die Ungleichheiten, welche während des Furchungsprocesses in der Grösse und Anordnung der Embryonalzellen und in ihrem Gehalt an Dottermaterial entstehen, zunächst mit der Organdifferenzirung gar nichts zu thun. Wie beim unbefruchteten, so spricht auch beim befruchteten und abgefurchten Ei nichts dafür, dass die Zellen der verschiedenen, am Ei unterscheidbaren Bezirke schon die specificirten Substanzanlagen besonderer Organe repräsentirten; **vielmehr müssen wir behaupten, dass erst dem weiteren Gang der Entwicklung vorbehalten ist, darüber zu entscheiden, was aus den einzelnen Zellen werden wird.** Eine jede Störung, die wir vor oder nach Eintritt des Furchungsprocesses setzen, sei es, dass wir einen Theil der Substanz dem Ei ganz wegnehmen oder sie zerstören, oder dass wir durch Eingriffe Lage- und Formveränderungen am entwicklungsfähigen Material vornehmen oder durch chemische Substanzen seine Eigenschaften verändern, kann eine vollkommen andere Verwendung in dem einen Fall der Substanz des ungetheilten Eies, in dem anderen Fall der schon gebildeten Embryonalzellen bei der Entwicklung des embryonalen Körpers hervorrufen; ja es kann sogar dasselbe Material durch besondere Umstände veranlasst werden, anstatt in einen einfachen Embryo sich in zwei oder sogar drei Embryonen umzuwandeln.

Darum, weil im gewöhnlichen Lauf der Dinge ein Stadium der Entwicklung das nächstfolgende und so fort nach einer festen Norm und in scheinbar strenger Noth-

wendigkeit aus sich entstehen lässt, dürfen wir nicht schliessen, es müsse nun jedesmal so sein und es könne überhaupt nicht anders hergehen, als ob gleichsam das in ferner Zukunft liegende Ereigniss schon im frühesten Stadium fertig vorbereitet und eingeschlossen sei und nur der Zeit harre, um in die Erscheinung zu treten. Wer solche Gedankengänge hegt, verkennt, wie ich schon oft hervorgehoben habe, die Bedeutung der Umstände oder der äusseren Ursachen für den Process der Entwicklung, und er kommt so schliesslich nothgedrungener Weise dazu, Eigenschaften in die Eizelle hineinzuschachteln, welche ihr ganz fremd sind. Man darf über die Art der Causalität, die zwischen den einzelnen Entwicklungsstadien besteht, sich keine falschen, phantastischen Vorstellungen bilden, indem man den festen Boden der durch Anschauung gewonnenen Erfahrungen verlässt und, über sie hinausgehend, den einzelnen Zuständen des Eies Eigenschaften andichtet, welche sinnliche Anschauung nicht lehrt. Wenn z. B. die ungleiche Vertheilung von Protoplasma und Dottereinschlüssen im unbefruchteten Ei eine der Ursachen ist, dass später Bezirke ungleich grosser Zellen entstehen, die sich zugleich auch durch verschiedenen Gehalt an Protoplasma und Dotter unterscheiden, so liegt doch bei diesem ursächlichen Verhältniss auf der Hand, dass beide Anordnungen etwas sehr Verschiedenes sind. Die ungleiche Dottervertheilung in der einfachen Eizelle ist in jeder Hinsicht ein ganz anderes Verhältniss als die Zusammensetzung der späteren Embryonalform aus kleineren und grösseren, substantiell etwas von einander verschiedenen Zellen. Daher kann man auch gewiss nicht sagen, dass die kleineren und grösseren Zellen im Ei schon vor Beginn des Furchungsprocesses präformirt oder specificirt seien, wie denn zum Beispiel von Kernsubstanz in den später

von Zellen eingenommenen Substanzbezirken keine Spur anzutreffen ist. Nur eine Ursache für ihr späteres Zustandekommen oder eine allgemeine Anlage dafür ist in der ganzen Organisation der Eizelle oder in der allgemeinen Disposition ihrer Substanz gegeben.

Schon das Wort „Anlage“, wenn man es richtig versteht, besagt ja, dass über das, was werden kann, erst noch entschieden werden muss — durch die Umstände. Mithin können auch die Wege, auf denen aus einer Anlage etwas wird, sehr verschiedene sein. Es kann der Furchungsprocess eines bestimmt organisirten Eies die mannigfaltigsten, einander sehr unähnlichen Variationen darbieten, je nachdem wir die im Ei gegebene Anlage äusseren Eingriffen aussetzen. Das Kernmaterial kann dadurch im Eiraum in der verschiedenartigsten Weise vertheilt werden; die Zellen können andere Formen- und Grössenverhältnisse erfahren. Trotzdem sind alle diese durch äussere Momente künstlich erzeugten Verschiedenheiten ziemlich gleichgültig für den Fortgang und das Product der Entwicklung, da das Wesentliche in den ersten Entwicklungsstadien überhaupt nur die Zerlegung des Eies in Zellen ist. Mag die Zerlegung in dieser oder jener Weise vor sich gehen, in jedem Falle entsteht doch schliesslich eine zusammengehörige Masse ungleich grosser und mit verschiedenem Dottergehalt versehener Embryonalzellen, welche die Anlage, den Grund oder die inneren Ursachen für das nächstfolgende Stadium in sich enthalten.

Ein anderes Missverständniss betrifft die Beziehungen der ersten Theilungsebenen des Eies zu der Medianebene des Embryo. Zu diesem Thema bemerkt gleichfalls Oscar Schultze in seiner oben citirten Arbeit: „Ich denke, dass nun auch O. Hertwig sich von dem Gesetz des Zu-

sammenfallens der ersten Furchungsebene mit der Medianebene des Körpers bei Rana unter normalen Bedingungen überzeugen wird." Hierauf habe ich zunächst zu erwidern, dass ich mich davon nicht erst zu überzeugen brauche, da ich die Möglichkeit des Zusammenfallens nie bestritten habe. Ich habe diese Beziehungen 1893 (25) ausführlich erörtert und meine Ansicht in dem Resumé meiner Arbeit in den Satz (No. 8f. S. 790) zusammengefasst: „Bei polar differenzirten Eiern, die entweder einen längeren Durchmesser oder eine bilateral-symmetrische Organisation besitzen, kann unter normalen Verhältnissen die Richtung der beiden ersten Theilungen mit der Richtung der späteren Hauptebenen des Embryo zusammenfallen. Die Ursache für dieses Zusammentreffen ist schon in dem Bau der Eizelle gegeben. So erklären sich die Beobachtungen von van Beneden und Julin am Ascidienei, von Wilson am Ei von Nereis, von Roux am Ei von Rana esculenta, von mir an Eiern von Triton etc." Ja, ich habe in dieser Arbeit sogar das Resultat, welches Oscar Schultze durch Beobachtung am Ei von Rana fusca festzustellen versucht hat, ganz bestimmt im Satz (No. 8e) meines Resumés vorausgesagt: „Wenn manchen Eiern ausser ihrer polaren Differenzirung auch noch eine bilateral-symmetrische Organisation in der Vertheilung ihrer Substanzen von ungleicher Schwere und verschiedenem physiologischem Werth zukommt, so muss dieselbe gleichfalls eine bilateral-symmetrische Form der Keimblase zur Folge haben, wodurch der Ort der Gastrulaeinstülpung im Bereich der Randzone noch genauer bestimmt sein wird" (S. 790). Betreffs letzteren Punktes bemerkte ich noch, „dass die Urmundeinstülpung an dem Ende der Symmetrieebene beginnen wird, wo die grössere Menge der proto-

plasmareicheren Substanz schon im ungefurchten Ei angesammelt war“ (S. 735).

Die Streitfrage, um die es sich hier wieder handelt, betrifft nicht eine Anzahl von Beobachtungen, deren Richtigkeit ich nie angezweifelt habe, sondern die Tragweite und die „causale Bedeutung“, welche man ihnen zu geben versucht hat. Ich habe bestritten und bestreite noch heute, dass die erste Theilebene des Eies die Medianebene des zukünftigen Embryo bestimmt, und dass man zwischen beiden Ebenen ein causales Verhältniss in der Art construiren kann, dass man sagt: Die erste Theilung habe die Aufgabe, durch die Theilebenen nicht nur das Bildungsmaterial, sondern auch die gestaltenden Kräfte für die linke und die rechte Körperhälfte des Embryo von einander zu sondern.

Nach meiner Ansicht besitzen manche Eier in der eigenthümlichen Anordnung ihrer Substanzen schon vor dem Beginn des Furchungsprocesses eine bilateral-symmetrische Organisation und kraft derselben eine Symmetrie- und Gleichgewichtsebene, mit welcher dann später auch annähernd die Medianebene des Embryo zusammenfällt. Wenn letztere somit schon vor dem Furchungsprocess im Bau der Eizelle bestimmt ist, so kann sie nicht noch einmal durch die Richtung der ersten Theilungsebene bestimmt werden. Vielmehr hängt die Richtung der ersten Theilebene selbst von der Form der Eizelle und der Differenzirung ihres Protoplasmakörpers ab. Daher sagte ich 1893: „In den Fällen, wo eine Theilebene des Eies und die Medianebene des Embryo mehr oder minder annähernd zusammenfallen, ist die Ursache für dieses Zusammentreffen in einer beiden Erscheinungen gemeinsamen Ur-

sache, in der von Anfang an gegebenen Organisation der Eizelle selbst zu suchen, welche sowohl auf die Stellung der Theilungsebenen als auch auf die Stellung der embryonalen Medianebene richtend wirkt“ (S. 737). „Denn da jedes spätere Entwicklungsstadium an ein vorausgegangenes anknüpft, so sucht sich die bilateral-symmetrische Massenvertheilung der Substanz im Allgemeinen auch auf späteren Stadien so zu erhalten, wie sie schon im Ausgangsstadium gegeben war, solange nicht andere Factoren eine Aenderung nothwendig machen.“

Ich habe daher auch immer nur von einem annähernden Zusammenfallen der ersten Theilebene mit der Medianebene des Embryo gesprochen. Denn mir scheint hier allerdings ein ziemlich weiter Spielraum vorzuliegen. Einmal glaube ich nicht nach den vorliegenden Beobachtungen, dass durch die Anordnung der Eisubstanzen die Kernspindel jedesmal so absolut genau eingestellt wird, dass eine genaue Halbirung des Eies in zwei ganz symmetrische Hälften herbeigeführt wird. Zweitens verändert offenbar die Symmetrie- und Gleichgewichtsebene der Eisubstanzen während des Entwicklungsprocesses beständig in etwas ihre Lage und muss sie verändern, da es beim Furchungsprocess ohne Gleitbewegungen und Verschiebungen der Zellen nicht abgeht. Das lehrt schon die beim zweiten Theilact auftretende Brechungsfurche. Ferner muss die Symmetrie- und Gleichgewichtsebene Veränderungen erfahren, wenn die Höhle in der Blastula sich nicht immer genau an derselben Stelle durch Auseinanderweichen der Zellen und durch Flüssigkeitsansammlung bildet.

Wenn diese Ausführungen richtig sind, dann beruhen auch die Winkeldifferenzen, welche Roux bei seinen Experimenten zwischen der Richtung der ersten Theilebene und der Medianebene des Embryo so häufig gefunden hat, nicht durchgängig auf Versuchsfehlern, worauf sie Roux durchaus zurückzuführen bemüht ist, sondern sie ergeben sich ganz naturgemäss aus dem Sachverhalt, daraus, dass kein absolutes, sondern nur ein mehr oder minder annäherungsweises Zusammentreffen der genannten zwei Richtungen stattfindet.

Bei meiner Auffassung bereitet es auch dem Verständniss keine Schwierigkeit, dass durch äussere Eingriffe sich der Furchungsverlauf in so weitem Umfang abändern lässt, und dass die Embryonen eine Medianebene erhalten, trotzdem keine der ersten vier Furchen in ihre Richtung fällt. Denn einmal kann die Symmetrie- und Gleichgewichtsebene der Eisubstanzen bestehen bleiben, auch wenn diese durch Verschiebung der Kernspindel in abnormen Richtungen in Theilproducte zerlegt werden, oder sie wird sich jederzeit in irgend einer anderen Anordnung und Richtung wieder ausbilden, wenn durch den äusseren Eingriff ausser der Lage und Richtung der Kernspindel auch die Vertheilung der Eisubstanzen geändert ist. Derartige Vorgänge stören überhaupt gar nicht das Zustandekommen eines normalen Entwicklungsproductes, aus dem einfachen Grunde, weil ihnen eine weittragende causale Bedeutung für den Verlauf des Entwicklungsprocesses nicht inne wohnt.

Anders liegt freilich das Verhältniss bei der Auffassung von Roux, nach welcher die Richtung der ersten Theilebene die Medianebene des Embryo bestimmen und nicht nur das Material, sondern auch die gestaltenden Kräfte für linke und rechte Körperhälfte sondern soll. Denn ein

derartiger causaler Zusammenhang verlangt, dass das Zusammenfallen der ersten Theilebene mit der zukünftigen Medianebene ein absolutes ist; der Experimentator muss daher Abweichungen hiervon als auf Beobachtungsfehlern beruhend nachzuweisen versuchen. Nicht minder müssen ihm alle durch äussere Eingriffe hervorgerufenen Abweichungen von seinem Naturgesetz sehr unbequem fallen und ihn zur Aufstellung von Hilfsannahmen (Regulationsmechanismen, Resorveidioplasmen etc.) zwingen, wie es uns die Fortentwicklung der Roux'schen Lehre in der That gezeigt hat.

Auch hierin erblicke ich einen nicht unwichtigen Hinweis dafür, dass Roux den Beobachtungen über die Richtung der ersten Furchungsebene eine Tragweite und Bedeutung gegeben hat, welche ihnen keineswegs zukommt. Daher schliesse ich denn diese Kritik mit den Sätzen, deren Richtigkeit ich schon 1893 zu erweisen versucht habe.

1) Die Richtung der ersten Furchungsebene und die Ebenen des embryonalen Körpers stehen in keinem ursächlichen Abhängigkeitsverhältniss zu einander.

2) Der Furchungsprocess führt zu keiner Sonderung des Kernmateriales in qualitativ ungleiche, die Entwicklung verschiedener Körpertheile bestimmende Stücke.

3) Die Thatsache, dass in vielen Fällen die Furchungsebenen und die Axen des embryonalen Körpers mehr oder minder zusammenfallen und dass die Entstehung einzelner Primitivorgane von bestimmten Stellen der Eioberfläche ausgeht, erklärt sich aus der Organisation der Eizelle selbst, aus ihrer Form und der Vertheilung von Protoplasma und Reservestoffen.

## Zusätze und Literaturnachweise.

1) (S. 29). Nach Lotze und auf ihm fussend hat Rauber (Nr. 44, S. 2) 1880 den Vorschlag gemacht, einen Zweig der Entwicklungsgeschichte als „Cellularmechanik" besonders zu benennen. Als ihre Aufgabe bezeichnet er die „Erforschung der Kräfte oder des Systems der Kräfte, welche den Keim befähigen, alle die genannten Formen zu verwirklichen, aus der Anfangsform die Durchgangsform hervorgehen zu lassen und schliesslich in die Endform auszulaufen".

2) (S. 102). In seiner aus dem Jahre 1885 stammenden Arbeit erklärt Roux: „In welcher Art die angenommene richtende Wechselwirkung zwischen Kern und Zellenleib vorzustellen sei, ist zur Zeit nicht zu sagen, ob als der magnetischen vergleichbare Fernwirkung, ob vermittelt durch Diffusionsströmungen etc." Hierzu hat Roux in der neuen Herausgabe seiner gesammelten Werke (S. 340) den Zusatz gemacht: „Dieser Vergleich mit magnetischer Wirkung wurde später von O. Hertwig aufgenommen und verwendet (s. die Zelle 1892)." Gegen diesen Zusatz will ich nur ganz kurz erinnern, dass der wirkliche Sachverhalt genau der umgekehrte ist, da ich schon mehrere Jahre vor Roux, sowohl 1875 (18, S. 417) als auch 1884, mich des Vergleichs mit magnetischen Figuren bedient habe, also ihn gewiss nicht von Roux habe aufnehmen können. Im Uebrigen haben den Vergleich schon vor mir Strasburger und Fol angewandt. Man vergleiche übrigens auch noch die Zusätze 3 und 7.

3) (S. 103). Auf dem Anatomencongress in Strassburg hat Roux im Anschluss an einen Vortrag von Ziegler die Erklärung abgegeben (Verh. d. anat. Gesellsch. 1894 S. 151): „Es ist nicht angemessen, die überwiegend häufige Einstellung der Kern-

spindel in die grösste Dimension der Furchungszelle, wie es Herr Ziegler thut, mit dem Ausdrucke „Hertwig'sches Gesetz" zu bezeichnen; denn O. Hertwig hat eine ähnliche Beziehung zwar im Jahre 1883 zuerst ausgesprochen, aber dabei nichts gethan, sie direct zu beweisen"; ausserdem ist seine Fassung: „Einstellung in die Richtung der grössten Protoplasmamasse nichtssagend" etc.

Aehnliche Ansichten hat Roux noch an drei Stellen seiner gesammelten Werke wiederholt und dabei eine Priorität für sich nachzuweisen versucht (S. 305, 928, 972).

Gegen die hier angestrebte Verdunkelung des Sachverhaltes muss ich Verwahrung einlegen, und habe ich namentlich Dreierlei dagegen zu bemerken. Erstens muss ich entschieden bestreiten, dass Roux, wie er angibt, „eine bezügliche Idee ein Jahr vor mir ausgesprochen habe". Im Jahre 1883 hat Roux im Anschluss an die Beobachtung Auerbach's über die Drehung des Kernpaares im Ei von Ascaris nur die Vermuthung geäussert: „das äussere" Moment einer geringen „Quetschung" durch das Deckglas sei schon von Anfang an Veranlassung gewesen, dass die Umdrehung der conjugirten Kerne senkrecht zur Druckrichtung vor sich geht, und dass weiterhin, sei es damit zugleich oder unabhängig davon, auch die senkrechte Richtung der ersten Furchungsebene bestimmt werde" (G. A. S. 118). Wie aus diesem Satz überhaupt hervorgehen soll, dass Roux sich in irgend einer Beziehung damals schon klar gewesen sei über das Verhältniss, in welchem die Lage des befruchteten und des sich zur Theilung anschickenden Kernes zu der Form und der Differenzirung des Protoplasmakörpers des Eies steht, und wie die Lage der Spindel wieder die Lage der Theilungsebenen bestimmt, wird dem Leser ebenso unerfindlich sein wie mir. In der That hat denn auch Roux in dem 1884 veröffentlichten Anfsatz: „Ueber die Entwicklung des Froscheies bei Aufhebung der richtenden Wirkung der Schwere" nicht den geringsten Anlauf gemacht, eine der meinigen ähnliche Idee irgendwie zu entwickeln, obwohl die Untersuchungen Pflüger's ihn dazu hätten veranlassen sollen, wie es bei mir der Fall gewesen ist. Mir scheint daraus klar hervorzugehen, dass Roux auch im Jahre 1884 vor Veröffentlichung meiner Arbeit das in Frage stehende Problem noch nicht erfasst hatte. Erst dreiviertel Jahre später hat Roux in der 1885 veröffentlichten Abhandlung: „Ueber die Bestimmung der Hauptrichtungen des Embryo" einige der von mir veröffentlichten Ideen sich zu Nutze gemacht (G. A. S. 301—306), freilich ohne die Quelle anzugeben, an

welcher er sie geschöpft hat. Denn nur nebenbei wird einmal in seiner Abhandlung an einer späteren Stelle bemerkt (l. c. S. 323): „Bezüglich der gegenseitigen richtenden Wirkung zwischen dem sich theilenden Zellkern und den Theilen des ihn umgebenden Zellenleibes hoffe ich an den künstlich deformirten Eiern durch genaue Prüfung der Stellung der Kernspindel zu den von einander unterscheidbaren Dottermassen die nöthige Aufklärung gewinnen zu können. Jüngst hat sich O. Hertwig gleichfalls für eine solche richtende Wechselwirkung, und zwar auf Grund vergleichend anatomischer und physiologischer Thatsachen, ausgesprochen" etc. „Seine Aussprüche erfolgen auf Grund der ihnen entsprechenden Kerneinstellung bei normalen, verschieden geformten Eiern. Die dadurch schon gewonnene »Wahrscheinlichkeit« kann aber zu einer »Gewissheit« erst erhoben werden, wenn es uns gelingt, dasselbe Verhalten in verschiedenartigen, von uns künstlich erzeugten Bedingungen zu beobachten."

Man sieht, Roux hat schon früh dem von ihm erst später klar ausgesprochenen Grundsatz gehuldigt: Causale Forscher würden einen Umweg einschlagen etc. (s. Ausspruch S. 132).

Im Uebrigen hat Roux selbst im Jahre 1885 sich noch durchaus in einer unbestimmten und einseitigen Weise über die in Frage stehenden Verhältnisse geäussert, zum Theil mit dadurch veranlasst, dass bei einigen Experimenten sich die Eier entgegen meiner Regel in der Richtung des längsten Durchmessers theilten (l. c. S. 303). Neuerdings hat allerdings Roux diese Angaben als auf einem Irrthum beruhend berichtigt, der ihm bei der Deutung der Experimente mit untergelaufen sei (l. c. S. 972). Im Jahre 1885 aber waren sie für ihn Grund genug, sich hinsichtlich der Giltigkeit des von mir schon aufgestellten Gesetzes sehr zurückhaltend und vorsichtig zu äussern, und sie veranlassten ihn sogar zu der Bemerkung, „dies zeigt wiederum, dass nicht eine Tendenz, die kleinsten Flächen zu theilen, die Theilungsrichtung bestimmt" (l. c. S. 305).

Wie kann man bei solcher Sachlage Prioritätsansprüche vom Zaune brechen!

4) (S. 111). In meiner Abhandlung über den Werth der ersten Furchungszellen für die Organbildung des Embryo findet sich der Passus: „Zwei Forscher, Roux und Chabry, haben sich das Verdienst erworben, zum ersten Male versucht zu haben, die Frage zu lösen, was für ein Product die Entwicklung eines Eies liefert, bei welchem man eine der beiden ersten Furchungszellen oder auf dem

Viertheilungsstadium ein, zwei oder drei Zellen zerstört hat. Chabry stellte seine Experimente (1887) am Ei von Ascidiella aspersa an, indem er bestimmte Furchungszellen durch Anstechen mit feinsten Glasnadeln vernichtete. Bald darauf hat Roux entsprechende Experimente am Froschei ausgeführt und ihre Ergebnisse in seiner bekannten Abhandlung zusammengestellt etc.“ Das Experiment, eine Furchungszelle durch Anstich zu zerstören und aus der Entwicklung auszuschalten, nannte ich das Chabry-Roux'sche Verfahren.

Diese paar Sätze haben wieder den lebhaften Unwillen von Roux hervorgerufen und ihn zu einem Ausfall gegen mich veranlasst (G. A. S. 957). Nachdem er bemerkt, dass er schon im Jahre 1885 viele Anstichversuche an Froscheiern veröffentlicht habe, spricht er seine Verwunderung darüber aus, dass ich diese Arbeit nicht kenne, obwohl er sie mir zugesandt habe, und fährt fort: „Ich habe es O. Hertwig schon einmal nahe gelegt, meine Arbeiten mit mehr Sorgfalt zu lesen, soweit er auf demselben Gebiete mit mir arbeitet, damit er sowohl über das bereits Ermittelte unterrichtet sei, als auch, um nicht weiterhin irrthümliche Behauptungen über meine Ansichten zu verbreiten.“

Mir scheint der Ausfall wenig angebracht zu sein, weil er wieder einmal nicht zutrifft. Dass Roux schon vor Chabry mit der Stahlnadel Froscheier auf verschiedenen Furchungs- und Entwicklungsstadien angestochen hat, ist richtig; er hat damals aber nicht bestimmte Zellen des Zwei- und Viertheilungsstadiums wirklich zerstört und aus dem Entwicklungsprocess ausgeschaltet, sondern nur durch den Anstich mit kalter Nadel einen bald kleineren, bald grösseren Austritt von Dottersubstanz (ein Extraovat) veranlasst und gefunden, dass derartige Eingriffe, die auch auf dem Morula-, Blastula- und Gastrulastadium vorgenommen wurden, bald gar keine Störung, bald diese und jene variable Veränderung bewirken. Wie Roux selbst diese Experimente früher beurtheilt hat, geht aus der im Text (S. 111) angeführten Stelle, sowie aus dem folgenden Satz hervor: „Es wird überall hervortreten, dass bis jetzt, zufolge der diesjährigen ungünstigen Verhältnisse, bloss noch erste Orientirungsversuche vorliegen, und dass diese Lückenhaftigkeit der Versuchsreihen nur sehr allgemeine Folgerungen zu ziehen gestattet“ (l. c. S. 161).

Der Leser, welcher die einzeln mitgetheilten zahlreichen Versuche durchgeht, wird gewiss aus ihnen nicht das Ergebniss ziehen, dass Roux eine von den beiden oder vier ersten Furchungszellen

complet zerstört und durch solche Eingriffe seitliche oder vordere Halbembryonen oder Dreiviertelembryonen willkürlich erzeugt habe. Roux gibt dies auch selbst an keiner Stelle als Resultat seiner Experimente an. Nur in der Neuausgabe seiner gesammelten Werke hat er etwas nachzuhelfen versucht, indem er bei der Beschreibung eines Versuches das in Klammern gesetzte Wort „Hemiembryo anterior“ in den Text nachträglich eingeschoben (l. c. S. 161) und bei der allgemeinen Besprechung der Ergebnisse (l. c. S. 204) durch das Einschiebsel „die Hemiembryones laterales dexter und sinister und anterior“ den Wortlaut der Originalabhandlung umgeändert hat. In diesem Fall ist sogar nicht kenntlich gemacht, dass ein bei der Neuausgabe hinzugefügter Zusatz vorliegt, so dass der unbefangene Leser irre geführt wird.

Ich möchte daher demjenigen, welchem daran gelegen ist, die ursprünglichen Ansichten von Roux, und nicht seine Meinung im Jahre 1895 kennen zu lernen, dringend empfehlen, sich nur an die eigentlichen Originalabhandlungen zu halten. In den gesammelten Werken sind viele einzelne Worte, Sätze und grössere Abschnitte neu hinzugefügt, welche allerdings meist als Nachträge in Klammern gesetzt sind.

Durch meine Auseinandersetzung will ich darlegen, warum ich auf die Arbeit von Roux aus dem Jahre 1885 nicht Bezug genommen habe, obwohl sie mir wohlbekannt war, auch in der Literaturübersicht mit aufgeführt und in dem gleichzeitig erschienenen Heft der Zeitfragen sogar sehr eingehend besprochen wurde. Der Abschnitt meiner Abhandlung, welche durch den von Roux so heftig angegriffenen Passus eingeleitet wurde, trägt die Ueberschrift: Entwicklung von Eiern, bei denen eine der beiden ersten Furchungszellen **zerstört** wurde. Eine Zerstörung aber hat Roux erst in der zweiten Serie seiner Versuche, welche 1887 vorgenommen, im September desselben Jahres auf der Wiesbadener Naturforscherversammlung mitgeteilt und 1888 ausführlich veröffentlicht wurden, wirklich herbeigeführt, indem er die zum Anstich benutzte Nadel an der Flamme erhitzte. Erst 1888 gibt Roux zum ersten Male an, dass er durch Zerstörung bestimmter Zellen einen Hemiembryo lateralis sinister oder dexter, einen Hemiembryo anterior oder posterior willkürlich erzeugen könne, wie Chabry dies an Ascidieneiern erreicht und 1887 veröffentlicht hat. Erst seine 1888 veröffentlichte Arbeit trägt daher auch den Titel: Ueber die künstliche Hervorbringung „halber“ Embryonen durch Zerstörung einer der beiden ersten Furchungszellen.

Gegen die von mir jetzt im Text gegebene ausführlichere Darstellung (S. 110—114), in welcher auch die Arbeit aus dem Jahre 1885 erwähnt ist, wird Roux wohl keinen Einwand mehr zu erheben haben.

Ueberrascht war ich in einem Aufsatz von Roux aus dem Jahre 1896 (A. f. E. S. 458), in welchem er sich wieder über die von Benda gegebene Darstellung der Geschichte der durch Anstich erzeugten Hemiembryonen mit Entrüstung beschwert, zu lesen, dass ich in Folge seiner Einsprache meine Darstellung zurückgenommen habe. Mir ist von einer solchen Zurücknahme nichts bekannt, da ich hier zum ersten Male wieder auf die Chabry-Roux'schen Versuche eingegangen bin. Ich muss daher Roux ersuchen, durch Angabe der Stelle, welche er bei seiner Bemerkung im Auge hat, meinem Gedächtniss nachzuhelfen.

5) (S. 117). Als ich in den Sitzungsberichten der Berliner Akademie die Ergebnisse meiner „experimentellen Untersuchungen über die ersten Theilungen des Froscheies und ihre Beziehungen zu der Organbildung des Embryo" kurz veröffentlichte (18. Mai 1893), erschien sofort im anatomischen Anzeiger (5. August 1893) ein Artikel von Roux, in welchem er sich theils gegen die Richtigkeit und Bedeutung meiner Experimente wendet, theils erklärt, dass er ganz dieselben Versuche ohne Ausnahme in den Jahren 1885—1887 wiederholt angestellt habe, ohne ihre Ergebnisse bisher publicirt zu haben. Er kündigt zugleich die demnächst erfolgende Publication seines Versuchsmaterials an und bemerkt dazu (G. A. S. 921): „Ich glaube das Erscheinen von O. Hertwig's definitiver Abhandlung nicht abwarten zu müssen, da mein Versuchsmaterial so reich ist, dass O. Hertwig in dem einen Frühjahre dieses Jahres kaum etwas gesehen haben dürfte, was mir im Laufe mehrerer Frühjahre nicht vorgekommen wäre."

Die angekündigte Arbeit erschien aber nicht; dagegen erfolgte bei der Mittheilung seiner Methoden im anatomischen Anzeiger die Erklärung (G. A. S. 960): „Zu der angekündigten ausführlicheren Mittheilung über diese Versuche bin ich in Folge anderweiter Inanspruchnahme noch nicht gekommen. Dieselbe erscheint mir jetzt auch weniger dringlich, weil inzwischen G. Born eine Arbeit publicirt hat, in der über die gleichen Versuche ausführlich berichtet wird." Die Motivirung der Nichtdringlichkeit erscheint etwas eigenthümlich, wenn man berücksichtigt, dass Born in seinen gleichzeitig mit mir ausgeführten Experimenten fast zu genau denselben Ergebnissen gelangt ist, wie ich.

Bei dieser Gelegenheit berichtigt Roux einen Irrthum, der ihm bei seinen früheren Deformationsversuchen vorgekommen war (s. 972).

Da auch bis Ende 1896 die angekündigte Abhandlung von Roux nicht erschienen ist, wird wohl auf ihre Veröffentlichung und auf eine Berichtigung meiner angeblichen Irrthümer überhaupt nicht mehr zu rechnen sein.

6) (S. 124). In meiner Untersuchung über „den Werth der ersten Furchungszellen etc." habe ich genau angegeben, in welcher Weise ich mir das Material für meine Beobachtungen verschafft habe, und habe an einer Stelle noch ausserdem ausdrücklich bemerkt: „Da mir einerseits die Musse zu einer continuirlichen, über einen längeren Zeitraum ausgedehnten Beobachtung fehlte, andererseits auch die Lösung anderer Aufgaben mein Zweck war, so habe ich nach dieser Richtung meine Untersuchung nicht ausgedehnt." Roux hat es nicht genügt, auf diese meine Erklärung hinzuweisen (G. A. S. 964), aus welcher schon hervorgeht, dass ich die Entwicklung nicht in continuo Tag und Nacht verfolgt habe, sondern hat sich noch bemüssigt gesehen, in meinem Institute Nachforschungen über meine Arbeitszeit anzustellen. Er bemerkt (S. 950): „Da es wesentlich zur Aufklärung der Sachlage dient, und da viele Autoren trotz der hier erfolgten Darlegung der Fehlerquellen durch die bestimmten Behauptungen O. Hertwig's sich haben irre führen lassen, so halte ich es im Interesse der Wissenschaft zur Verbreitung der Wahrheit für das geringere Uebel, die Indiscretion zu begehen und statt seiner mitzutheilen, dass O. Hertwig, nach mir von competenter Seite gewordener Information, gewohnter Weise, auch zur Zeit dieser Versuche allein von 8—3 Uhr täglich im Institute anwesend war, dass seine täglichen Beobachtungen also durch je eine 17 Stunden lange Pause unterbrochen waren."

Roux scheint bei der Veröffentlichung seiner in meinem Institut angestellten Recherchen gar nicht zu empfinden, wie sehr er sich selbst dadurch bloss stellt. Will er vielleicht noch einen Ueberwachungsdienst in meinem Institut organisiren? Und was glaubt er denn im vorliegenden Falle mit der Veröffentlichung von Verhältnissen, die ihn absolut nichts angehen, erreicht zu haben? Die zeitliche Dauer der Beobachtungen hat für die Werthschätzung der von mir ermittelten Thatsachen gar keine Bedeutung. Denn für das, was ich habe ermitteln wollen und ermittelt habe, ist ein über Tag und Nacht ausgedehntes Studium der sich entwickelnden Eier nach meiner Ansicht vollkommen überflüssig; es genügt vollständig,

von dem operirten Eimaterial von Zeit zu Zeit Partien auf den wichtigen Stadien in Conservirungsflüssigkeiten einzulegen und dann die einzelnen Objecte auf ihre Organisation durch Betrachtung von der Fläche und nach Zerlegung in Schnittserien zu untersuchen.

7) (S. 160). Roux bringt gegen Forscher, die anderer Meinung wie er sind, zwei jetzt schon typisch gewordene Klagen und Beschwerden vor. Seine eine Beschwerde ist, dass Driesch, Verworn und ich seine Ansichten einseitig oder ungenau darstellten oder sogar Unrichtiges über sie mittheilten (G. A. S. 957, 997, 1006, A. f. E. Bd. III S. 428, Bd. IV S. 327, 341). Man vergleiche hierüber zum Beispiel den auf S. 146 citirten Ausspruch von Roux. Seine zweite Beschwerde ist, dass andere Forscher seine Arbeiten nicht mit genügender Sorgfalt lesen (s. Zusatz 4). Ich bemerke daher, dass ich mich bei der Darstellung der Ansichten von Roux meist seiner eigenen Worte bedient habe und häufig besonders wichtige Sätze in der Originalfassung wiedergegeben habe. Da aber Roux es liebt, Ansichten und Lehrsätze auszusprechen, deren Sinn er darauf wieder durch diesen oder jenen Zusatz unter der Hand umwandelt oder sogar umkehrt, wie wir es in der zweiten Studie gesehen haben, da er auch nicht allzu selten Widersprechendes neben einander behauptet, so ist es allerdings nicht immer leicht, seine wechselnden Meinungen ganz erschöpfend darzustellen. Auch wird eine Verständigung dadurch unmöglich gemacht, dass wir die gekünstelten und nur für seine Lehre zugeschnittenen Unterscheidungen einer ganz normalen, einer typischen und einer atypischen Entwicklung, ferner seine Unterscheidung von Selbstdifferenzirung und abhängiger Differenzirung, von Reserveidioplasma und Anachronismus nicht als berechtigt gelten lassen können, vielmehr darin nur Versuche sehen, unhaltbar gewordene Theorien der klaren Sprache neu ermittelter Thatsachen zu entziehen.

Wie es im Uebrigen Roux selbst mit dem Studium und der Berücksichtigung der Untersuchungen anderer Forscher hält, das möge man aus dem zweiten und dritten Zusatz und aus dem der zweiten Studie beigefügten Ausspruch (S. 132) ersehen.

Auch sei in der Beziehung noch auf die von Driesch erhobene Beschwerde hingewiesen (A. f. E. Bd. IV S. 78): „Wie kommt es denn, so wird man verwundert fragen, dass Roux, anstatt dieses erfreuliche, nicht gerade häufige Factum einer Harmonie unserer Ansichten zu constatiren, im Gegentheil eine ausgedehnte, unnöthig gereizte und an recht unbedachtsamen Worten

reiche Polemik gegen mich eröffnet? Hier wird wohl wieder eine Folge der bei Roux so häufigen ungenügenden Beachtung fremder, speciell gegnerischer Schriften liegen, welcher Mangel u. A. auch auf S. 427, 435, 449 seiner neuesten Arbeit zu Tage tritt.“

8) (S. 170). Da ich die Keimplasmatheorie von Weismann und die Mosaiktheorie von Roux, die Lehren, dass die im Entwicklungsprocess entstehenden Veränderungen durch qualitativ ungleiche, im Voraus bestimmte Theilungen der Kernsubstanz verursacht seien, als eine sachlich unbegründete und an sich sehr unwahrscheinliche Hypothese nicht annehmen kann, hat Roux mir schon einige Male gleichsam als Trumpf die Frage vorgelegt: „Wodurch kommt das System an »typischer« Gestaltung in die ganze, nach O. Hertwig vollkommen gleichartige Zellenmasse?“ (G. A. S. 865). Oder an anderer Stelle (G. A. S. 1006): „Wenn nach O. Hertwig alle Furchungszellen einander »ganz« oder nach Driesch »wesentlich« gleich sind, so entsteht die Frage, wodurch dann aus der Gesammtheit dieser vielen Zellen, von denen jede einzelne dem ganzen Ei gleicht, also auf ein Ganzes eingestellt ist, ein einziges typisches Ganze werde. Woher kommt auf einmal die dazu nöthige typische Ungleichheit?“

Die Antwort hierauf ist keine schwere. Erstens ist die einzelne Furchungszelle, welche in Folge des Entwicklungsprocesses aus dem Ei entstanden und mit anderen Zellen zu einer bestimmten Embryonalform verbunden ist, nicht „auf ein Ganzes eingestellt,“ wie Roux sagt, vielmehr wegen ihrer Verbindung mit anderen Zellen nur noch Theil eines sich entwickelnden Systems, in welchem ihre Verwendung auf jeder weiteren Phase des Processes vom Ganzen aus bestimmt wird.

Was zweitens die Frage betrifft, woher bei Verwerfung der Lehre von Roux auf einmal die zur Entwicklung nöthige typische Ungleichheit kommen solle, so ist nicht richtig, dass nach meiner Theorie „aus vielen vollkommen unter sich gleichen Theilen durch nicht typisch vermittelte, unbekannte Ursache plötzlich typisch Ungleiches entstehe“. Denn es liegt doch auf der Hand, wie ich früher auseinander gesetzt habe, dass in Folge der Theilungsfähigkeit der Zelle selbst Schritt für Schritt Verschiedenheiten producirt werden, dass ein aus zwei Zellen bestehendes Ei etwas ganz Anderes ist, als das einfache Ei und sich auch in vieler Hinsicht der Aussenwelt gegenüber verschieden verhält, dass ebenso wieder neue Verschieden-

heiten und Ungleichheiten mit dem Stadinm der Viertheilnng, Achttheilung etc., der Morula und Blastula im Vergleich zu jedem vorausgegangenen Stadium durch den Vermehrungsprocess der Zellen selbst entstehen. Das Ei veräudert so Schritt für Schritt seine Natur nnd seine Eigenschaften der Aussenwelt gegenüber, welche daher auch auf jeder Stufe wieder in anderer Weise wegen der veränderten Angriffspunkte einwirkt. Also trifft auch die Bemerkung von Roux nicht zu, dass ich „durch nicht typisch vermittelte, unbekannte Ursachen plötzlich typisch Ungleiches entstehen lasse". Allerdings kann ich physikalisch-chemisch nicht erklären, warum sich die Keimblase zur Gastrula umwandeln muss oder die Rückenwülste entstehen; ist aber etwa irgend ein anderer Forscher, etwa Roux, im Stande, uns eine solche Erklärung zu geben? Müssen wir uns nicht alle hier bescheiden, dass die Ursachen für den Eintritt dieser Formwandlungen uns zunächst unbekannt sind und vielleicht für noch sehr lange Zeiten bleiben werden?

Ueber das, was ich unter Isotropie des Eies verstehe, habe ich mich schon auf S. 106 ausgesprochen, so dass ich hierauf nicht noch einmal zurückzukommen habe. Mein Standpunkt ist hier im Wesentlichen der gleiche, welchen auch Driesch einnimmt.

Auch durch Ablehnung der qualitativ ungleichen Kerntheilung vertrete ich nicht die Ansicht, dass die Kernsubstanz etwas absolut Unveränderliches sei, und verweise ich auch in dieser Beziehung auf früher Gesagtes (Nr. 26 S. 142), da ein genaueres Eingehen auf dieses noch nicht spruchreife Thema mir zur Zeit zwecklos zu sein und zu sehr den Boden des Thatsächlichen zu verlassen scheint.

9) (S. 177). Das Ei der Ctenophoren hat Roux im Hinblick auf Experimente von Chun als eine Stütze für seine Mosaiktheorie verwerthet. Bei Beurtheilung der etwas abweichenden Verhältnisse, welche man hier bei Entwicklung von Theilstücken beobachtet, ist die eigenthümliche Organisation des Eies in Rechnung zu ziehen. Wie schon aus den älteren Untersuchungen von Kowalevsky (Entwicklungsgesch. der Rippenquallen. Mémoires de l'Acad. imp. d. scienc. de St. Petersbourg. T. X. 1866) und mir (Beiträge zur Kenntniss etc. Morph.-Jahrb. Bd. IV S. 187) hervorgeht, ist das Ctenophorenei ausserordentlich reich an Nahrungs-Dotter, welcher etwa das specifische Gewicht des Wassers hat, aus sehr grossen Stücken besteht, die Mitte des Eies einnimmt und nach aussen von einer dicken zusammenhängenden Protoplasmaschicht wie von einem

besonderen Mantel eingeschlossen wird (s. l. c. Taf. IX Fig. 8). In dieser protoplasmatischen Rindenschicht liegt nahe der Bildungsstelle der Richtungskörperchen der befruchtete Eikern, welchen ich zum ersten Mal bei Gegenbauria cordata nachgewiesen habe; er liegt also fast unmittelbar an der Oberfläche des Eies. Bei den ersten Theilungen erhalten die halben und darauf die viertel Stücke im Bereich der Theilebenen nur ein feines Protoplasmabäntchen, während nach Aussen das Protoplasma als dicke Rindenschicht erhalten bleibt. Diese Differenzen in der Vertheilung von Protoplasma und Dotter scheinen sich nicht ausgleichen zu können, wenn man ein Ei nach der ersten oder zweiten Theilung in Stücke trennt. Wahrscheinlich entstehen Theilstücke, bei denen die Dottermasse nicht mehr, wie es normaler Weise der Fall sein sollte, ringsum von einem dicken Protoplasmamantel eingeschlossen ist. Sie sind und bleiben, wenn meine Deutung zutrifft, in der Vertheilungsweise von Protoplasma und Dotter mit einem Defect versehen. Dieser Umstand übt dann naturgemäss auf die weitere Entwicklung seinen Einfluss mit aus und bewirkt, dass aus dem Theilstück sich keine normale Ctenophorenlarve züchten lässt. Doch entstehen ebenso wenig reine halbe, dreiviertel oder viertel Larven (s. Hans Driesch und Morgan, Von der Entwicklung einzelner Ctenophorenblastomeren. Arch. f. Entw. Bd. II S. 204). Aehnliches vermuthet Ziegler (Verhandl. d. deutsch. zool. Gesellschaft 1896 S. 153 Anm.).

Dass das eigenthümliche Verhalten des Ctenophoreneies keine Stütze für die Mosaiktheorie von Roux abgibt, haben Driesch und Morgan noch in schlagender Weise nachgewiesen, indem sie die Eier vor der Theilung in Stücke zerlegten und auch auf diesem Wege ganz ähnliche defecte Theillarven erzielten. Die genannten Autoren schliessen daher die Darstellung ihrer interessanten Experimente mit dem Satz: „Zu zeigen, dass Defecte an Larven auf protoplasmatischer Basis beruhen und in keinem Falle geeignet sind, die Lehre von qualitativer Kerntheilung zu stützen, das war unsere eigentliche Aufgabe, und diese konnten wir mit voller Sicherheit lösen; denn diejenigen defecten Larven, welche wir aus isolirten Blastomeren aufzogen, waren denjenigen ausserordentlich ähnlich oder gar gleich gestaltet, welche sich aus ungefurchten Eiern, denen Plasma genommen, aber das volle Kernmaterial belassen ward, entwickelten" (l. c. 223).

In derselben Richtung sind nach meiner Meinung die Experimente von Crampton, die am Ei eines Gasteropoden vorgenommen

wurden, zu beurtheilen (H. E. Crampton, Experimental studies on gasteropod development. Arch. f. Entw. Bd. III S. 1 und Edm. Wilson, On cleavage and mosaik-work. Ebenda Bd. III S. 19).

10) (S. 178). Von verschiedenen Seiten ist öfters hervorgehoben worden, dass Fälle von Ei- und Zelltheilung vorkommen, welche sich den von mir aufgestellten Regeln nicht unterordnen lassen; so neuerdings wieder von Wilson (The mosaik theory of development. Biological lectures at the marine biolog. labor. of Wood's holl. 1893. Boston. S. 12) und von Jennings (The early development of Asplanchna. Bull. of Mus. of comp. Zool. at Harvard college. Vol. XXX. 1896). Das ist richtig und mir wohlbekannt. Als eine der auffälligsten und häufigsten Ausnahmen brauche ich nur die Stellung der Richtungsspindel im thierischen Ei zu nennen. Deswegen scheinen mir aber die von mir aufgestellten **Regeln** von ihrer Bedeutung nichts zu verlieren, sondern scheinen mir die Ausnahmen nur darauf hinzuweisen, dass in einzelnen Fällen noch besondere, uns unbekannte Ursachen die abweichende Stellung der Kernspindel in der Zelle mit bestimmen. Man vergleiche auch die neueste Schrift von Ziegler, welcher ganz meinen Standpunkt theilt. (Einige Beobachtungen zur Entwicklungsgesch. d. Echinodermen. Verhandl. d. deutsch. zoolog. Gesellsch. 1896.)

Ueber die Organisation der Eizelle und ihr Verhältniss zu dem sich aus ihr entwickelnden Embryo haben eine ähnliche Auffassung, wie ich, Hans Driesch und Edmund Wilson. Ich verweise besonders auf die lesenswerthe Schrift von Driesch: Betrachtungen über die Organisation des Eies und ihre Genese (Arch. f. Entw.-Mech. Bd. IV), sowie auf das eben erschienene vortreffliche Lehrbuch von Wilson, „The cell in development and inheritance". New-York 1896.

## Literatur.

Zur Beachtung! In einzelnen Citaten, welche den angeführten Schriften von Dreyer, Lotze, Roux, Schopenhauer etc. entnommen sind, habe ich einzelne Worte und Sätze, auf welche ich die Aufmerksamkeit des Lesers besonders hinlenken will, im Text gesperrt drucken lassen, auch wenn dies in den Originalarbeiten nicht geschehen ist.

1) **Benedikt.** Ueber die Bedeutung der Kraniometrie für die theoretischen und praktischen Fächer der Biologie. Tageblatt der

60. Versammlung deutscher Naturforscher und Aerzte in Wiesbaden. 1887. S. 197. — **2) Benda.** Teratologie in Ergebnisse der allgemeinen pathologischen Morphologie und Physiologie von Lubarsch und Ostertag. Wiesbaden 1895. — **3) G. Born.** Neue Compressionsversuche an Froscheiern. Jahresbericht der Schlesischen Gesellschaft für vaterländische Cultur. 1894. — **3a) Boveri.** Ein geschlechtlich erzeugter Organismus ohne mütterliche Eigenschaften. Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph. und Phys. München V. — **4) L. Chabry.** Embryologie normale et tératologique des ascidies. Thèses présentées à la faculté des sciences de Paris. Juli 1887. — **5) Yves Delage.** Une science nouvelle: la Biomécanique (Revue générale des sciences pures et appliquées. 6e année. Paris (1895). Citirt nach L. v. Graff. Die Zoologie seit Darwin. Graz 1896. — **6) Dreyer.** Ziele und Wege biologischer Forschung. 1892. — **7) Derselbe.** Entwicklungsmechanische Studien I—IV. Zeitschrift f. wissenschaftl. Zool. Bd. LIII, LV. — **7a) Derselbe.** Von der Entwicklung einzelner Ascidienblastomeren. Arch. f. Entwicklungsmechanik der Organismen. Bd. I. 1895. — **8) H. Driesch.** Betrachtungen über die Organisation des Eies und ihre Genese. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. IV. 1896. — **9) E. Du Bois-Reymond.** Reden. 1) Bd. I. 1886. 2) Bd. II. 1887. 1. Ueber die Lebenskraft. 1887. Nr. 1. 2) Akademische Ansprachen. 1887. S. 561. — **10) Eucken.** Geschichte und Kritik der Grundbegriffe der Gegenwart. Leipzig 1878. S. 164. — **11) Fechner.** Ueber die mathematische Behandlung organischer Gestalten und Processe. — **12) Derselbe.** Ueber das Causalgesetz. Berichte über die Verhandl. d. königl. sächs. Gesellsch. d. Wissensch. zu Leipzig, math.-phys. Cl. 1849. — **13) Kuno Fischer.** System der Logik und Metaphysik. 1865. S. 373. — **14) Rudolf Fick.** Ueber die Reifung und Befruchtung des Axolotl-Eies. Zeitschrift f. wissenschaftl. Zool. Bd. LVI. — **15) Haeckel.** Studien zur Gastraeatheorie. Jenaische Zeitschrift für Naturw. Bd. VIII, IX, XI. — **16) Haeckel.** Ziele und Wege der heutigen Entwicklungsgeschichte. Jenaische Zeitschrift. Bd. X. — **17) Amadeo Herlitzka.** Contributo allo studio della capacita evolutiva dei due primi blastomeri nell' uovo di tritone. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. II. — **18) Oscar Hertwig.** Beiträge zur Kenntniss der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies. Morph. Jahrb. Bd. I. 1875. — **19) Derselbe.** Welchen Einfluss übt die Schwerkraft auf die Theilung der Zellen? Jena 1884. — **20) Derselbe.** Das Problem der Befruchtung und der Isotropie des Eies eine Theorie der Vererbung. Jena 1884. — **21) Derselbe.** Ver-

gleich der Ei- und Samenbildung bei Nematoden. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXVI. 1890. — **22) Derselbe.** Urmund und Spina bifida. Ebenda XXXIX. 1892. — **23) Derselbe.** Aeltere und neuere Entwicklungstheorien. Ein Vortrag. Berlin 1892. — **24) Derselbe.** Lehrbuch. Die Zelle und die Gewebe. 1893. — **25) Derselbe.** Ueber den Werth der ersten Furchungszellen. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. XLII. 1893. — **26) Derselbe.** Zeit- und Streitfragen der Biologie. Heft I. Präformation oder Epigenese? Grundzüge einer Entwicklungstheorie der Organismen. Jena 1894. — **27) Derselbe.** Die Tragweite der Zellentheorie. Die Aula. Wochenblatt für die akademische Welt. Jahrgang I. Nr. 2 und 3. 1895. — **28) Kant's** sämmtliche Werke. Herausgegeben von Hartenstein. 1867. Bd. IV, V. — **29) Gustav Kirchhoff.** Vorlesungen über mathematische Physik und Mechanik. 1877. — **31) Justus von Liebig.** Die organische Chemie in ihrer Anwendung auf Physiologie und Pathologie. 1842. S. 200. — **32) Jacques Loeb.** Untersuchungen zur physiologischen Morphologie. Würzburg 1891, 1892. — **33) Hermann Lotze.** Allgemeine Pathologie und Therapie als mechanische Naturwissenschaften. Leipzig 1842 (1). — **34) Derselbe.** Leben, Lebenskraft. Wagner's Handwörterbuch der Physiologie Bd. I. 1842 (2). — **35) Derselbe.** Allgemeine Physiologie des körperlichen Lebens. Leipzig 1851 (3). — **36) Ernst Mach.** Die Mechanik in ihrer Entwicklung. Leipzig 1883. — **37) J. R. Meyer.** Die Mechanik der Wärme. 2. Aufl. 1874. — **38) Morgan.** Half-embryos and Whole-embryos from one of the first two Blastomeres of the frog's egg. Anat. Anzeig. Bd. X. **Derselbe.** Experimental studies on Teleost egg. Anat. Anz. Bd. VIII. **Derselbe.** Experimental studies on echinoderm egg. Anat. Anz. Bd. IX. — **39) Erik Müller.** Ueber die Regeneration der Augenlinse und Exstirpation derselben bei Triton. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 47. 1896. — **40) Johannes Müller.** Zur vergleichenden Physiologie des Gesichtssinnes. 1826. — **41) Nägeli.** Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre. 1884. — **42) Pflüger.** Ueber die Einwirkung der Schwerkraft und anderer Bedingungen auf die Richtung der Zelltheilung. Arch. f. die gesammte Physiologie. Bd. XXXIV. — **43) Ramon Y. Cajal.** Einige Hypothesen über den anatomischen Mechanismus der Ideenbildung, der Association und der Aufmerksamkeit. Arch. f. Anatomie und Physiologie. Anatom. Abth. 1895. S. 367. — **44) Rauber.** Formbildung und Formstörung in der Entwicklung von Wirbelthieren. Morph. Jahrb. Bd. VI. 1880. — **45) Der-**

selbe. Neue Grundlegungen zur Kenntniss der Zelle. Morph. Jahrb. Bd. VIII. 1883. — **46) Wilhelm Roux.** Gesammelte Abhandlungen über die Entwicklungsmechanik der Organismen. Zweiter Band. 1895. — **47) Derselbe.** Aufgabe der Entwicklungsmechanik. Arch. f. Entwicklungsmechanik d. Organismen. Bd. I. 1895. — **48) Derselbe.** Ueber den „Cytotropismus" der Furchungszellen des Grasfrosches Rana fusca. Ebendaselbst Bd. I. — **49) Derselbe.** Ueber die Selbstordnung (Cytotaxis) sich berührender Furchungszellen des Froscheies durch Zellenzusammenfügung, Zellentrennung und Zellengleiten. Ebendaselbst B. III. — **50) Derselbe.** Ueber den Antheil von „Auslösungen" an der individuellen Entwicklung. Ebenda Bd. IV. — **51) Matthias Schleiden.** Grundzüge der wissenschaftl. Botanik. 1845. Bd. I. S. 53 und 58. — **52) Schopenhauer.** Die Welt als Wille und Vorstellung. Sämmtliche Werke. Bd. I, 2, 3. Leipzig 1881. Herausgeg. von Frauenstädt. — **53) Oscar Schultze.** Die künstliche Erzeugung von Doppelbildungen bei Froscheiern mit Hilfe abnormer Gravitationswirkung. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. I. 1895. — **54) Schwalbe.** Jahresbericht über die Fortschritte der Anatomie und Physiologie. Bd. 16 und 17. Literatur 1887 und 1888. Dritte Abtheilung. Entwicklungsmechanik. Referent W. Roux. S. 685—797. — **55) Th. Schwann.** Mikroskopische Untersuchungen über die Uebereinstimmung in der Structur und dem Wachsthum der Thiere und Pflanzen. 1839. — **56) Schwendener.** Das mechanische Princip im Bau der Monokotylen. 1874. — **57) Weismann.** Das Keimplasma. Jena 1892. S. 192. — **58) Georg Wetzel.** Ueber die Bedeutung der circulären Furche in der Entwicklung der Schultze-schen Doppelbildungen von Rana fusca. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 46. 1895. — **59) Whitman.** The inadequacy of the cell theory of development. Wood's Holl Biol. lectures. 1893. — **60) Wilson.** Amphioxus and the mosaik theory. Journal of Morph. 1893. — **61) Caspar Friedr. Wolff.** Theoria generationis 1759, auch deutsch herausgegeben 1764. — **62) Gustav Wolff.** Entwicklungsphysiologiche Studien. I. Die Regeneration der Urodelenlinse. Arch. f. Entwicklungsmechanik. Bd. I. 1895. — **63) Raffaello Zoja.** Sullo sviluppo dei blastomeri isolati delle uova di alcune meduse e di altri organismi. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. II. — **64) Ziegler.** Einige Beobachtungen zur Entwicklungsgeschichte der Echinodermen. Verhandl. d. deutsch. zoolog. Gesellschaft. 1896.

Pierer'sche Hofbuchdruckerei Stephan Geibel & Co. in Altenburg.

Pierer'sche Hofbuchdruckerei Stephan Geibel & Co. in Altenburg.